Dr. H. G. Bronns

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild

DRITTER BAND: MOLLUSCA

II. ABTEILUNG: GASTROPODA

2. BUCH: PULMONATA

Bearbeitet von

Dr. H. Simroth †

fortgeführt von

Dr. H. Hoffmann

in Jena

95.—151. Lieferung

1908—1928

Mit 561 Textfiguren und Tafel I—XLIV

Leipzig

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

1928

UNIVERSITY OF ARIZONA
LIBRARY

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig

593
B86
Band 3
Abt. 2
Buch 2

Inhaltsübersicht.

Seite

Allgemeine Bemerkungen 1
a. Äußere Merkmale 1
b. Innere Merkmale 7
c. Biologisches 11
d. Einteilung 21
Literatur . . . . . 16—83. 642—644. 753—783. 963. 1213—1219. 1348—1354

1. Teil. Morphologie und Ontogenese.

A. Morphologie 84. 784
I. Die äußere Körperform 84. 784
a. Allgemeine Körperproportionen 84
Lage der Leibesöffnungen, S. 86. — Retraktion, S. 88.
b. Die Formen der einzelnen Körperabschnitte 88
1. Der Kopf 89
2. Der Fuß oder die Sohle 92
3. Der Mantel 94
Kiemenlappen bei Basommatophoren 96
Manteldrüse 97. 784
Schalenlappen. Mantel der Nacktschnecken 97
4. Die Schale 101
Die normale Schale 101. 784
Abweichende Gewinde 102
Das Peristom oder die Mündung 105
Innere Skulpturen. Abwerfen der Spitze. Septenbildung. Resorption 109. 785
Äußere Skulptur der Schale 111
Struktur der Schale 113
Verkümmerte Schalen der Nacktschnecken . . . 114. 786
Teratologie der Schale. Variabilität 117. 788
Operkulargebilde 123. 788
5. Die Skulptur des Integuments 126
Hautskulptur der Soleoliferen 129
Kiel. Mantelrinne. Leisten 129
Dermocalcite 130
6. Die Färbung und Zeichnung der Pulmonaten 130
II. Das Integument 133. 790
a. Das gewöhnliche Epithel 133. 790
b. Die einzelligen Drüsen der Haut 135. 792

223102

Seite

1. Die Schleimdrüsen 136. 792
2. Die Kalk- und Farbdrüsen 137. 795. 796
3. Die Krypten und Phylacite von *Hyalina* (Duftdrüsen?) . 138
4. Die Eiweißdrüsen 794
5. Die „fädigen Drüsen“ 795
6. Blasenförmige Sekretion 796

c. Die mehrzelligen Hautdrüsen 139
1. Die Schwanzdrüse 140. 797
2. Das Sempersche Organ 142. 797
3. Die Fußdrüse 142. 798
A. Basommatophoren 143. 798
B. Lissopode Stylommatophoren 143. 799
Form und Lage 143
Histologische Struktur 145
Fußdrüsen von Raublungenschnecken 146
C. Soleoliferen 147. 800
Oncidiiden 147
Vaginuliden 147. 800
Bedeutung der Fußdrüse 148
Die Entleerung der Fußdrüse 149
4. Die Schlauchdrüsen der Janelliden 150
5. Die vielzelligen Hautdrüsen der Soleoliferen 150. 801
Bedeutung der Drüsen 153
6. Die Drüse im vorderen Fühler von *Vaginula* . . . 153. 803
7. Die Simrothschen Drüsen von *Atopos* 154
8. Die Nackendrüse 803
9. Die Manteldrüse von *Helix lactea* 804
10. Die Spiraculumdrüse 804

d. Das Bindegewebe 155. 805
1. Kalk und Pigment 156
Der Kalk 157. 808
Der schwarze Farbstoff 157. 808
Entstehungsursachen des schwarzen Farbstoffes 157
Farbenwechsel 161. 1092
Rote und gelbe Pigmente 161. 808
Diffuses Rot 162
Grüne Färbung 163
Pigmente allgemein 809
2. Ablagerung von Conchin in der Haut 163

e. Die Muskulatur 163. 810
1. Muskulatur der Körperwände 163. 810
2. Muskulatur des Fußes 165. 812
3. Muskulatur des Mantels und des Eingeweidesackes . . . 814
4. Muskulatur der Nacktschnecken 814
5. Histologisches 166. 815
6 Losgelöste Muskelbündel 166
Der Spindelmuskel oder Columellaris 167. 818
Der Columellaris der Gehäuseschnecken 167. 818
Der Columellaris bei oxygnathen Nacktschnecken und Testacelliden 170. 820
Der Columellaris der Arioniden 173

Seite

Janelliden und Soleoliferen 175. 249
Der Penisretraktor 175
Phyletische Deutung 176
7. Andere Verbindungen zwischen Schale und Tier 177
8. Histologische Verbindung des Columellaris mit der Spindel 178. 820
f. Der Mantel und die Schalenbildung 178. 821
1. Drüsen des Mantelwulstes 179
Die Schleimdrüsen einiger Raublungenschnecken 179
Der Schleimsack von *Zonites algirus* 180. 248
2. Die Einrichtungen für die Schalenbildung 180
Die Mantelfurche und das Epithel dahinter 180
3. Schale der Nacktschnecken 182
Bau und Bildung der Nacktschneckenschale 182
4. Schale der Gehäuseschnecken 184. 821
a. Das schalenbildende Epithel 184. 821
b. Das Pigment der Schale 186. 824
c. Bau und Bildung der Schale 187. 825. 1085
Das Periostracum 188. 825
Die Kalkschichten 189. 825
Die chem. Zusammensetzung der Pulmonatenschale 191. 827
Wachstum der Schale 192
5. Regeneration der Schale 194. 827
6. Spätere normale Umbildungen der Schale. Peristom. Resorption 196
7. Mechanische Bedingungen der Schalenbildung 197
8. Abhängigkeit der Kalkabscheidung von inneren und äußeren Bedingungen 200
9. Epiphragma 203. 828
10. Clausilium 828
11. Abhängigkeit der Schalenfärbung vom Licht 204
III. Die Sinneswerkzeuge 205. 829
1. Das Gefühl 207
a. Morphologische Lokalisierung und Sonderung 207
b. Die Sohle 207
c. Die Fühler 207. 829
α) Mißbildungen; β) Regeneration 829
d. Die Kopftentakel 208. 249
α) Muskulatur, S. 208; β) Form 209
e. Die Lippententakel 210. 831
f. Histologisches 211. 832
g. Der Kopf im allgemeinen 212
h. Der Mantel als Tastorgan 212. 833
i. Das Sinneswerkzeug am hinteren Mantelumfang der nackten Lissopoden, das postpalliale Organ 213
α) Histologisches; β) Deutung 214
2. Der Geruch 215. 833
a. Geruchswerkzeuge am Kopf 215. 833
b. Osphradium am Mantel 216. 833
c. Die Fußdrüse als Geruchsorgan 219
3. Der Geschmack 220

Seite

4. Histologisches von den Gefühls-, Geruchs- und Geschmacksorganen.
Nervenendigungen 221
a. Die Sinneszellen 223. 834
b. Freie Nervenendigungen im Epithel 225
c. Proximale oder zentrale Verbindungen 227
d. Beziehung der Sinneszellen zu Drüsen 228
e. Beziehung zwischen Sinneszellen und Muskeln 229
f. Übersicht 230
5. Das Ohr oder die Statocyste 232. 249. 834
6. Das Auge 234. 249. 838
a. Das Kopfauge 234
Form und allgemeine Zusammensetzung 236
Die Cornea 237. 838
Die Retina 237. 839
Der Sehnerv 239. 840
Die Linse 239. 841
Die „Beckschen Zellen“ 841
Funktion 240
b. Blinde Formen 240
c. Die Rückenaugen und der Bau des Mantels der Oncidiiden 241. 842
Stellung und Verteilung der Augen 241
Histologie des Mantels 241
Sinneszellen und Sinnesorgane 243
Die Rückenaugen 243
Funktionelle und morphologische Deutung 247. 842
d. Augenregeneration 248
7. Nachträge . . . . . 248—249

IV. Das Nervensystem 250. 843

a. Die Ganglien des Schlundrings 251. 843
1. Die Visceralkette 251. 843
2. Die Cerebral- oder oberen Schlundganglien und ihre Verbindungen 260. 845
Beziehung zum Pharynx 261. 845
Beziehungen der Cerebralganglien innerhalb des Schlundringes 261. 845
Kommissuren und Konnektive 263. 846
Gliederung der Cerebralganglien 264. 846
3. Die Pedalganglien 267
4. Die Buccalganglien oder stomatogastrischen Zentren . . . 268
5. Übersicht 268
b. Die Nerven 268. 848
1. Die Cerebralnerven 268. 849
2. Die Visceralnerven 271. 851
3. Die Pedalnerven 273. 854
4. Die Buccalnerven 279. 856
5. Verlust der Chiastoneurie bei den Pulmonaten 856
c. Histologischer Bau des Schlundrings 279. 859
1. Allgemeine Histologie 280. 859
2. Topographische Histologie 284. 865
d. Histologisches vom peripheren Nervensystem 287
e. Neurilem und Neuroglia 288. 867

Seite

V. Die Verdauungsorgane 290. 868
a. Die Mundhöhle 291. 868
b. Der Kiefer 292. 869
Soleoliferen, S. 295. — Basommatophoren, S. 296. — Stylommatophoren, S. 297. — Der Gaumenkiefer der Oncidiiden, S. 303.
c. Der Schlundkopf oder Pharynx 303. 869
1. Der normale Pharynx 303
2. Der Schlundkopf der Agnathen 303
3. Die histologische Zusammensetzung des Pharynx . 304. 371. 869
4. Die Muskeln des Pharynx 304. 869
Die äußeren Muskeln 304. 869
Die innere Muskulatur 308. 872
5. Der Stützbalken der Radula 310. 874
d. Die Radulascheide und Radula 311. 374
Entstehung und Gliederung der Radula 311. 875
*Ostracoleth*e, S. 314. — Basommatophoren, S. 315, 878. — Soleoliferen, S. 318, 880. — Lissopode Stylommatophoren, S. 319, 880. — *Elasmognatha*, S. 319, 880. — Das Gros der Stylommatophoren, S. 320. — Urocoptiden, S. 321. — Zonitiden, S. 326. — Agnatha, S. 328. — Taylors Einteilung, S. 328.
Ursächliche Beziehungen der Radula 329
Unregelmäßigkeiten der Radula 330. 880
Gebrauch der Radula. Fraßspur 331
e. Die Speicheldrüsen 331. 880
Histologischer Bau. Funktion 332. 881. 1016
f. Verlauf und Gliederung des Darmes (Mitteldarmes) . . . 335. 883
1. Allgemeines 335. 883
2. Darm der einzelnen Gruppen 337. 884
Darm der Basommatophoren 337. 884
Darm der Soleoliferen 342. 887
Darm der Stylommatophoren 347. 887
Elasmognathen, S. 347. — Darm der herbivoren (omnivoren) Gehäuseschnecken, S. 349. — Darm der Nacktschnecken (mit Ausnahme der Janelliden), S. 351. — Anomalie im Verlauf des Darmkanals, S. 353. — Leber und Verdauung, S. 353, 274, 1020. — Darm der Raublungenschnecken, S. 357.
3. Regeneration des Darmepithels 361. 889
g. Die Nahrung 362. 1003
h. Übersicht 366
Die Deutung des Darmes. Verdauung 367. 1013
i. Nachträge . . . . . 371—374

VI. Die Exkretionsorgane 374. 889
a. Perikard und Perikardialdrüse 375
b. Die Niere oder das Nephridium 375
1. Der allgemeine Bau 377
α) Beziehungen zwischen Perikard und Nephridium . . 377
β) Systematische Schilderung 377
Basommatophoren 378. 889

Seite

Basommatophoren mit kompliziertem Harnleiter . . . 378
Basommatophoren ohne Harnleiter 378
Soleoliferen 382. 890
Rathouisiiden, S. 382, 890. — Oncidiiden, S. 383. — Vaginuliden, S. 385, 890. — Übersicht, S. 388.
Janelliden oder Athoracophoriden 389
Das Gros der Stylommatophoren 393. 891
Arioniden, einschließlich Philomyciden, S. 394, 891. — Limaciden und Urocycliden, *Parmacella*, S. 396, 892. — *Hyalina*, *Vitrina*, *Zonites*, *Helicarion* u. a., S. 397. — Testacelliden und Verwandte, S. 398. — Andere beschalte Raublungenschnecken, S. 401, 892. — Pupiden, S. 401, 892. — Achatiniden, Stenogyriden, Clausiliiden, S. 402. — Bulimuliden und Heliciden, S. 402. — Patuliden s. Entodontiden, S. 405. — Succineiden, S. 405.
Die Öffnung des sekundären Ureters am Pneumopost, S. 406.
Renoperikardialgang. Kalottenzellen 407. 892
2. Verwertung der Nierenanatomie für das System 407
3. Über das Verhalten der Niere während des Winterschlafes und Hungers im Gegensatz zum normalen 409
4. Exkretion und Exkretionsprodukte der Niere 413. 1058
Die Harnkonkremente, S. 414. — Leucocyten, S. 414.
5. Blutversorgung der Niere 415
c. Andere Exkretions- und Speicherorgane 415. 1065
Die Leber, S. 415, 1054. — Die Fußdrüse, S. 415. — Die Leydigschen Zellen, S. 415.

VII. Atmung und Kreislauf 417. 893
a. Die Atmungsorgane 418. 893
1. Die Atemhöhle 419
Die respiratorische Fläche 420
Systematische Beschreibung 421
Basommatophoren, S. 421, 893. — Soleoliferen, S. 425, 893. — Oncidiiden, S. 425. — Vaginuliden, S. 427. 893. — Rathouisiiden, S. 429, 894. — Die lissopoden Stylommatophoren, S. 429. — Die Janelliden, S. 429. — Histologische Struktur, S. 432. — Mechanismus der Atmung, S. 434. — Kritik und Deutung, S. 434. — Die beschalten Stylommatophoren, S. 437. — Mechanik der Atmung, S. 440, 990. — Die Limaciden, Halbnacktschnecken und nackten Raublungenschnecken, S. 441. — Mechanik der Atmung, S. 444. — Die Arioniden, S. 444. — Die Testacelliden, S. 447.
2. Adaptive Kiemen 449
Die Atemhöhle von *Siphonaria* 449
Äußere Kiemen 451
Basommatophoren, S. 451. — Oncidiiden, S. 453.
3. Hautatmung 454. 894. 1003
4. Die Atemgröße 456. 483. 996
5. Übersicht 458
b. Die Kreislauforgane 459. 894

Seite

1. Das Herz 460. 894
Innervation des Herzens und der Gefäße 462. 896
Physiologisches und Biologisches 463. 975
2. Das arterielle Gefäßsystem 465. 896
Histologisches 467. 899
3. Das venöse System 470. 900
Die Körpervenen 471. 901
Die Lungenvenen 473. 903
4. Bemerkungen über die Zirkulationsorgane der Basommatophoren 477. 905
5. Das Blut oder die Hämolymphe. Stoffwechsel . . 478. 907. 967
Blutzellen, S. 479, 907. — Blutdrüse, S. 479. — Symbiontische Algen, S. 479. — Stoffwechselprodukte, S. 479.

VIII. Die Geschlechtswerkzeuge 484. 909

a. Basommatophoren 487. 909
Auriculiden, S. 489. — *Siphonaria*, S. 490. — *Amphibola*, S. 492. — *Chilina* und *Otina*, S. 492. — *Latia*, S. 495. — *Gadinia*, S. 496. — *Lymnaea* und *Ancylus*, S. 498, 909. — Kopula, S. 500, 1118. — Planorbiden, S. 501. — *Physa* und *Aplexa*, S. 503, 909. — Übersicht, S. 503.

b. Soleoliferen 504. 911
Oncidiiden, S. 505. — Vaginuliden, S. 512, 641, 911. — Rathouisiiden, S. 515, 913. — Übersicht, S. 516.

c. Die Stylommatophoren 516. 915
1. Die Janelliden s. Athoracophoriden und Verwandte . 516. 915
Succinea, S. 516, 915. — *Hyalimax*, S. 517. — Janelliden s. Athoracophoriden, S. 517, 915. — Übersicht, S. 521.
2. Die Arioniden in weiterem Sinne 521
Oopelta, S. 522. — Echte Arioniden und Philomyciden, S. 523, 916. — *Anadenius sechuenensis*, S. 526. — Abnormitäten, S. 527. — Übersicht, S. 527. — Begattung, S. 538, 1121.
3. Limaciden und Verwandte. Halbnacktschnecken . . 529. 918
Vitriniden, S. 530, 918. — Urocycliden, S. 532. — Abnormitäten, S. 538. — *Mariaella-Tennentia*, S. 538. — Limaciden s. s., S. 540, 919. — Begattung, S. 543, 1122. — Limaciden mit Epiphallus und Spermatophore, S. 547. — *Amalia*, S. 548. — *Boettgerilla*, S. 548. — Südasiatische Halbnacktschnecken. *Parmarion* und Verwandte, S. 549. — *Helicarion*, S. 551, 919. — *Peltatinae*, S. 921.
4. *Hyalina* und *Zonites* 553. 922
Conulus 555. 924
5. Tropische Zonitiden 556. 924
α) ohne weibliche Anhangsdrüse 556. 924
Rhysota, S. 556, 924. — *Dendrotrochus*, S. 556. — *Euryptus*, S. 556. — *Antinous*, S. 925. — *Erepta* (+ *Rotula*), S. 557, 925. — *Trochomorpha*, S. 557.
β) Unsichere Stellung in bezug auf die Pfeildrüse . 557. 926
Microcystis, S. 557, 926.
γ) Mit Pfeildrüse 558. 927
Martensia (= *Ledoulxia*), S. 558, 927.

Seite

6. *Ostracolethe* 560

7. Achatiniden, Pupiden, Clausiliiden 562. 928
Ferussaciiden, *Cochlicopa lubrica*, S. 562, 928. — Clausiliiden, S. 563, 930. — Kopula, S. 933, 1119. — *Achatina*, S. 564, 934. — *Enidae*, S. (565,) 935. — *Xerocerastus*, S. 935. — *Buliminus*, S. 565, 935. — Pupiden, S. 566, 938. — *Cerion*, S. 939. — *Aspasita*, S. 939. — *Vallonia*, S. 584, 940. — *Stenogyra* (*Rumina*), *Glessula*, *Subulina*, *Opeas*, S. 566, 943. — *Partula* und *Achatinella*, S. 567, 944. — *Amastridae*, S. 945. — *Tornatellinidae*, S. 946. — *Bulimus*, *Bulimulus* usw., S. 567. — *Placostylus*, S. 569. — *Amphidromus*, S. 569. — Übersicht, S. 570.

8. Helicidae s. l. 570. 946
Endodontiden (*Haplogona*) 572. 946
Protogona 573. 948
Macroogona 574
Stylodon, S. 574. — *Helicophanta*, S. 574. — *Acavus*, S. 574. — *Panda* und *Pedinogyra*, S. 575. — *Ampelita*, S. 575. — *Anoglypta*, S. 576.
Teleophallogona 576
Epiphallogona 577. 949
Camaena, S. 578. — *Obba*, S. 578. — *Planispira*, S. 578. — Übersicht, S. 580.
Übergangsformen zu den Belogonen 580
Belogona 580. 949
Zonitoides, S. 583, 949. — *Helicostyla* s. *Cochlostyla*, S. 584. — *Vallonia*, S. 584, 940. — *Trichoplita*, S. 585. — *Tricheulota sanxiana*, S. 585. — *Epiphragmophora fidelis* (*Monadenia*), S. 585. — *Chloraea benguetensis* und *fodiens*, S. 586. — *Glyptostoma*, S. 586. — *Lysinoe*, S. 587. — *Cochlicella*, S. 587, 954. — Japanische Eulotiden, S. 588. — Afrikanische Heliciden, S. 949. — *Helicodonta* (*Trigonostoma*), S. 589, 950. — *Leucochroa* S. 589, 954. — *Helicella*, S. 590, 951. — *Theba*, S. 952. — *Monilearia*, S. 953. — *Ochthephila*, S. 955. — *Epiphragmophora*, S. 592, 955. — *Cepolis* und *Polymita*, S. 593. — *Hygromia* (*Fruticicola*), S. 594, 956. — Alle die übrigen Gruppen, S. 594, 957. — Abnormitäten, S. 596. — Die Begattung, S. 597, 961, 1124. — Übersicht, S. 601.

9. Die Raublungenschnecken 602. 962
Plutonia, S. 603. — *Parmacellilla*, S. 603. — *Daudebardia*, S. 604. — *Testacella*, S. 605. — Die nackten Raublungenschnecken des Kaukasus, S. 606. — Die Glandiniden, S. 607. — Raublungenschnecken mit *Helix*-artiger Schale, S. 609, 962. — Raublungenschnecken mit turmförmiger Schale, S. 610. — *Apera*, S. 611, 962. — *Schizoglossa*, S. 612. — Übersicht, S. 612.

10. Selbstbegattung und Selbstbefruchtung . . . 613. 1127. 1130

d. Übersicht. Allgemeine Schlußfolgerungen 614
Zwitterdrüse und Zwittergang, S. 614. — Befruchtungstasche, S. 615. — Spermovidukt, S. 616. — Bursa, S. 617. — Das untere

Seite

Ende des Spermovidukts, S. 619. — Der Drüsenbesatz des Spermovidukts, S. 619. — Der weibliche Gang, Ovidukt, S. 620. — Samenleiter und Prostata, S. 620. — Epiphallus, S. 622. — Gestalt der Spermatophore, S. 624. — Zusammensetzung des Epiphallus, S. 624. — Die Bursa copulatrix, S. 625. — Die Tätigkeit der Bursa, S. 627. — Der Penis, S. 627. — Accessorische Organe, Pfeildrüse, Pfeilsack usw., Epiphallus, S. 629. — Das Atrium genitale, S. 632. — Beziehungen des Samenleiters zum Integument, S. 634. — Symmetrie und Pseudobilateralität; Spaltung einzelner Organe, S. 635. — Selbstbefruchtung. Ausfall von Organen, S. 636. — Retraktoren des Geschlechtsapparates. Labile Morphologie. Wege der Artbildung, S. 638. — Mutmaßliche Phylogenie der Genitalorgane, S. 640.

e. Die Bildung der Zeugungsstoffe bis zur Befruchtung . . . 642. 1110
Die Reduktionsteilung 647
Die Bildung der Spermatozoen 650
Die reifen Spermatozoen 651
Schicksale der Zeugungsstoffe während des Lebens der Schnecken 654
Protandrie bei *Succinea* 657. 1112
Anzahl und Größe der Eier 658
Dotter und Eiweiß 661
Dottermembran 661
Unterschied von rechts- und linksgewundenen Schnecken . . 661
Form und Hülle des Eies 663
Laichbildung 664
Eiablage und Brutpflege 666. 1134

B. Ontogenese 670

Historisches, S. 670. — Allgemeines über die Entwicklung. Embryonalorgane, S. 671. — Die Befruchtung, S. 671, 1128.

I. Die Furchung bis zum Beginn der Gastrulation 672
1. Von der Eizelle nach der Reduktionsteilung bis zum Stadium von 24 Blastomeren 673
2. Fortsetzung der Furchung 677
3. Geschichte des ersten Quartetts. Das Kreuz 680
4. Geschichte des zweiten Quartetts 683
5. Geschichte des dritten Quartetts. Sekundäres Mesoderm . . . 685
6. Geschichte des Entoderms. Primäres Mesoderm 686
7. Die Furchungshöhle 689

II. Die Gastrulation 690
1. Conklins Experimente mit der Zentrifuge 691

III. Entwicklung der Organe 694
a. Die Embryonalorgane 694
1. Das Velum 694
2. Cephalocyste und Podocyste, Kopf- oder Nacken- und Schwanzblase 696
3. Die Urnieren 700
4. Die Nuchalzellen 705
5. Die Schale der Soleoliferen 705
b. Die bleibenden Organe 706

Seite

1. Die Schale 706
2. Der Spindelmuskel 708
3. Das Operculum 708
4. Der Fuß 709
5. Die Fußdrüse 710
6. Der Mantel 710
7. Nervensystem und Sinneswerkzeuge 711
8. Der Darmkanal 717
9. Die Pallialorgane 725

Der Mantel, S. 725. — Mantel- und Lungenhöhle, S. 736. — Niere und Herz, S. 728.

10. Das Blutgefäßsystem 734
11. Die Genitalorgane 735

IV. Morphologischer Einfluß der reifenden Genitalien auf die Schalenform. Clausilium 747

V. Natürliche und künstliche Abnormitäten 750

Nachträge (zum 1. Teil: Morphologie) . . . . . 752—962

2. Teil. Physiologie.

A. Physiologie der Körpersäfte 965

I. Das Cytoplasma und die Körpersäfte 965

1. Das Wasser und die festen Stoffe im lebenden Organismus . . 965
2. Zellsäfte 967

II. Die zirkulierende Flüssigkeit 967

1. Das Blut 967
   a. Die geformten Elemente 967
   b. Gerinnung 968
   c. Proteïnsubstanzen 969
      Das Hämocyanin 969
      Das Hämoglobin 971
   d. Andere organische Substanzen 972
      Stickstoffhaltige Substanzen 972
      Kohlehydrate 973
   e. Salze (Elektrolyte) 973
   f. Physikalisch-chemische Eigenschaften 974
   g. Blutanalysen 974
2. Bewegung der Körpersäfte 975

B. Physiologie der Atmung 983

I. Mechanik der Atmung 983

a. Basommatophoren 983
b. Soleoliferen 990
c. Stylommatophoren 990

II. Innervation der Atmung 996

III. Physiologie der Atmung (Betriebsstoffwechsel) 996

a. Grundumsatz verschiedener Pulmonaten 997
b. Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur 997
c. Abhängigkeit der Atmung vom Sauerstoffdruck 999
d. Abhängigkeit der Atmung von der Arbeit, die der Organismus leistet 1000

Seite

e. Das Oberflächengesetz 1000
f. Atmung während des Winterschlafes 1001
g. Hautatmung 1003

C. Physiologie des Stoffwechsels 1003

I. Aufnahme und Assimilation der Nahrung 1003
1. Die Nahrung 1003
a. Feste Nahrungsstoffe 1003
b. Wasser 1005
c. Kalk 1005
2. Nahrungsmenge 1005
3. Nahrungsaufnahme 1009
a. Feste Stoffe 1009
b. Wasser 1012
4. Nahrungsverarbeitung und -verwertung 1015
a. Der Weg des von den Schnecken getrunkenen Wassers . 1015
b. Verarbeitung und Assimilation der Nahrungsstoffe . . . 1016
α) Speicheldrüsensekret 1016
β) Sekretion der Speicheldrüse 1019
γ) Die eigentliche Verdauung 1020
Der verdauende Saft 1020
Die Sekretion des verdauenden Saftes 1027
δ) Resorption der Nahrung 1030
ε) Phagocytäre Aufnahme und Verdauung in der Mitteldarmdrüse 1032
ζ) Physiologische Bedeutung des Dünndarmes 1033
η) Das Schicksal der absorbierten Nahrung 1034
Glykogen und andere Kohlehydrate 1035
Fett 1038
Eiweißstoffe 1039
Kalk 1040
ϑ) Stoffwechsel während des Winterschlafes und des Hungers 1040
Allgemeine Gewichtsabnahme 1040
Winterschlaf 1041
Hunger 1042
Austrocknungsversuche mit Nacktschnecken 1044
Austrocknungsversuche mit Gehäuseschnecken . . . 1047
Wirkung des Austrocknens bzw. des Hungers 1048
Gewichtsabnahme im einzelnen 1049
ι) Chem. Zusammensetzung der Mitteldarmdrüse . . . 1052
κ) Die Pigmente der Mitteldarmdrüse 1053
λ) Die Mitteldarmdrüse als Exkretions- und Schutzorgan . 1054
II. Sekretion von Schutz- und Nutzstoffen 1055
1. Der Schleim 1055
a. Das Verhalten des Schleimes zum Wasser 1055
b. Chemische Zusammensetzung des Schleimes 1056
c. Die biologische Bedeutung des Schleimes 1057
2. Das Sekret der Eiweißdrüsen der Haut 1057
3. Exkretion 1058
a. Die Niere (Emunktorium) 1058
b. Andere Exkretions- und Speicherorgane 1065

Seite

D. Physiologie des Energie- und Formwechsels 1067

I. Physiologie der Bewegung 1067

1. Muskelphysiologie 1067
   a. Zusammensetzung der Muskeln 1067
   b. Wärmestarre 1067
   c. Reizbarkeit, Erregbarkeit und Zuckungsverlauf 1068
   d. Tonus oder viskosoider Tonus 1069
2. Spezielle Physiologie der Ortsbewegung 1070
   a. Ortsbewegung auf festem Boden 1070
   b. Einziehen der Schnecke in die Schale 1082
   c. Das Austreten der Schnecke aus der Schale 1083
   d. Das Schwimmen der Pulmonaten 1083
   e. Bewegung der Fühler 1084
   f. Aktivität und Ruhe 1084

II. Physiologie der Stützsubstanzen 1085

1. Entstehung und Wachstum der Schale 1085
   a. Periostracum 1086
   b. Kalkschichten 1086
2. Chemismus der Schalenbildung 1087
3. Spezifisches Gewicht der Schalen und Modifikation des Schalenkalkes 1090
4. Schalenstruktur 1091
5. Schalenpigmente 1091
6. Chitin bei Pulmonaten 1092

III. Farbwechsel und chromatische Hautfunktion 1092

IV. Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt . . . 1096

V. Die Produktion von Elektrizität 1097

VI. Die Produktion von Licht 1097

VII. Physiologie der Formbildung 1098

A. Allgemeines 1098
   abnorme Linkswindung 1098
   abnorme Rechtswindung 1099
B. Entwicklung 1100
C. Wachstum 1101
   Stylommatophoren: Einfluß der Wärme, S. 1102. — Der Feuchtigkeit, S. 1101. — Der Anzahl der Tiere (Raum?), S. 1102. — Des Futters, S. 1103.
   Basommatophoren: Einfluß der Nahrung, S. 1103. — Des Volumens der Wassermenge, S. 1104. — Der Oberfläche des Wassers, S. 1105. — Der Anzahl der Tiere im gleichen Raum, S. 1105. — Des Sauerstoffgehaltes des Wassers, S. 1106 — Der chemischen Substanzen im Wasser, S. 1106. — Der Temperatur, S. 1107. — Des Lichtes, S. 1108.
D. Regeneration 1108

E. Physiologie der Zeugung 1109

1. Allgemeines 1109
2. Bildung der Zeugungsstoffe 1110
3. Chromosomenzahlen 1110
4. Zeitliche Folge der Bildung der Zeugungsstoffe 1112

Seite

5. Physiologie der Spermien 1114
6. Bedingungen der Geschlechtstätigkeit 1116
   a. Die inneren Bedingungen 1116
   b. Die äußeren Bedingungen 1117
7. Die Begattung 1118
   a. Art der Samenübertragung 1118
   b. Der Begattungsakt 1118
      Basommatophoren, S. 1118. — Soleoliferen, S. 1119. — Stylommatophoren, S. 1119.
8. Selbstbegattung 1127
9. Befruchtung 1128
10. Selbstbefruchtung und Parthenogenese 1130
11. Kreuzung 1132
12. Eiablage 1134
13. Viviparie 1137
14. Variabilität 1137
   a. Die Schale 1138
   b. Schalenzeichnung 1143
   c. Der Oberkiefer 1144
   d. Die Radula 1145
   e. Der Geschlechtsapparat 1146
      Der Liebespfeil, S. 1146. — Die übrigen Teile des Genitalapparates mit Ausnahme des Penis, S. 1147. — Der Penis, S. 1147.
   f. Zellelemente 1147
15. Formenketten oder Rassenkreise 1147
16. Vererbung 1151
   A. Vererbung von Merkmalen (ausgenommen die Schalenwindungen) 1152
   B. Vererbung der Schalenwindungen 1153
   C. Hybridation 1161

F. Physiologie der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung . . . 1162

I. Physiologie des Nervensystems 1162
II. Mechanischer Sinn 1170
1. Tast- oder Drucksinn 1170
2. Statischer Sinn 1175
3. Geotropismus 1175
4. Rheotropismus 1180
III. Chemischer Sinn 1180
1. Geruch 1181
2. Chemischer Sinn (s. str.) 1188
3. Der Geschmack 1189
4. Thermischer Sinn 1191
5. Galvanotropismus 1192
IV. Der Lichtsinn 1193
1. Der Schattenreflex 1194
2. Photokinetische Reaktion 1195
3. Richtungssehen 1195
   a. Die Tonusfunktion des Auges 1195
   b. Lichtkompaßbewegung 1196
   c. Phototropismus 1198

Seite

d. Mechanismus der phototropischen Reaktion 1200
e. Das Verhalten der Schnecken im Dunkeln 1202
4. Formensehen 1203
5. Hautlichtsinn 1208
6. Farbensehen 1209
V. Gedächtnis 1209
a. Ortsgedächtnis oder Heimkehrfähigkeit 1210

3. Teil. System. Biogeographie. Ökologie.

I. System 1221
System nach P. Fischer 1226
System nach Thiele 1227
II. Verbreitung 1244
A. Verbreitung im Raume 1244
1. Horizontale Verbreitung 1244
2. Vertikale Verbreitung 1280
B. Verschleppung 1285
C. Aktive Ausbreitung 1292
D. Verbreitung in der Zeit 1294
III. Ökologie 1312
A. Das Verhältnis zur unbelebten Natur 1312
1. Das Klima 1312
a. Die Wärme 1313
b. Das Licht 1316
c. Die Luft und der Wind 1316
d. Die Feuchtigkeit bzw. Trockenheit 1316
2. Der Boden 1318
3. Das Wasser 1320
4. Anpassung 1322
B. Das Verhältnis zu anderen Organismen 1324
1. Schnecken und Pflanzen 1324
a. Pflanzenwelt und Pulmonatenverbreitung 1324
b. Malakophilie 1325
c. Epiphytismus und Symbiose 1327
2. Schnecken und Tiere 1329
a. „Mimikry“ bei Pulmonaten 1329
b. Parasitismus 1330
α) Ektoparasitismus 1330
β) Entoparasitismus 1331
Basommatophoren, S. 1331; Stylommatophoren, S. 1340 1340
c. Feinde der Pulmonaten 1344
3. Schnecken und Mensch 1345
a. Schnecken als Speise 1345
b. Verwendung von Pulmonaten 1346
α) Gebrauchsgegenstände 1346
β) Schmuck 1346
γ) Geld 1346
δ) Schutzmittel 1346
ε) Medizin 1346
c. Schaden durch Pulmonaten 1347

Zweite Ordnung.

Pulmonata, Lungenschnecken*).

Das centrale Nervensystem stets in abgerundeten Ganglien, die zu einem Schlundring geordnet sind. Niemals mehr Markstränge. Streptoneurie nur noch vereinzelt nachweisbar. Vorkammer vor der Kammer. Die mit enger und verschließbarer Öffnung versehene Lunge ist nur selten verkümmert. Fast immer mit Schale, die indes vom Mantel umwachsen und reduziert werden kann. Neigung zu Nacktschneckenbildung, die auch durch Abwerfen der Schale zustande kommen kann. Schalenmündung mit ganzrandiger, einfacher Außenlippe. Ein auf dem Fuß befestigter Deckel fehlt den erwachsenen fast durchweg, ebenso alle Epipodialreste, mit Ausnahme der Tentakel. Radula immer vorhanden. Fußdrüse am Vorderrand der Sohle. Statocysten mit vielen Otoconien fehlen nie. Sämtlich Hermaphroditen.

Bewohnen alle Länder und Binnengewässer, mit Ausnahme der Antarctica, dazu die Litoralregion der tropischen und wärmeren gemäßigten Meere. Nie schmarotzend, fast nie sessil.

Allgemeine Bemerkungen.

a. Äußere Merkmale.

Seit die Bearbeitung der Vorderkiemer in diesem Werke begonnen wurde (1892), haben sich meine Ansichten immer schärfer dahin geklärt, daß die Wurzel der Gastropoden und der Weichtiere überhaupt auf dem Lande zu suchen ist. Der paläontologische Beweis ist kaum zu erbringen, so gut wie auch die ersten Anfänge der Prosobranchien sich nur theoretisch rekonstruieren ließen. An verschiedenen Stellen laufen die Lungenschnecken mit den Vorderkiemern nahe zusammen, doch so, daß die Grenzen sich in keinem Falle verwischen. Denn der Körper der Pulmo-

*) Der übliche Weg, neben die Vorderkiemer die Opisthobranchien zu stellen, ist hier verlassen, hauptsächlich aus Gründen der Zweckmäßigkeit, weil die Bearbeitung der Lungenschnecken im gegenwärtigen Augenblick besseren Einblick und mehr Klarheit verspricht, als die der Hinterkiemer. Vom theoretischen Standpunkte scheint vorderhand die Reihenfolge gleichgiltig.

naten erreicht auf dem Lande seine höchste Vollkommenheit, so daß die aktive Anpassung an das Landleben bei ihnen besondere Wege eingeschlagen hat, die auch den terrestrischen Prosobranchien, den Neurobranchien, gänzlich fehlen. Deren wesentliche Eigenart liegt weit mehr in dem Besitz des Operculums begründet, von dem sich bei den Lungenschnecken nur einige zweifelhafte Andeutungen finden. Auf seine Abwesenheit gründet sich wohl die Verschließbarkeit der Lungenöffnung oder des Pneumostoms. Sie scheint nur, zusammen mit der Lunge selbst, bei einigen kleinen Süßwasserformen, *Ancylus* und verwandten, verloren gegangen. Andererseits bleibt es fraglich, ob die Vaginuliden jemals eine Lunge besessen haben. Wenn auch bei den Vorderkiemern die Kieme auf sekundärer Erwerbung beruht, also als adaptive Kieme zu bezeichnen sein dürfte, so kommen zwar auch bei Lungenschnecken adaptive Kiemen vor, niemals aber in der Form eines gekämmten Ctenidiums. Es handelt sich um Mantelanhänge, meist in der Umgebung des Pneumostoms, bei einigen auch um Neuerwerbungen in der Mantelhöhle, bei manchen Oncidien um verzweigte Rückenpapillen. Alle diese Dinge haben als Ausnahmen zu gelten, die auf Rückwanderung ins Wasser beruhen. Die Grenzen gegen die Opisthobranchien, die in neuerer Zeit häufig verschoben wurden, sind inzwischen durch Pelseneer festgelegt worden. Es sind dieselben, die bereits P. Fischer gelten ließ. Die typische Ausbildung erreichen die Pulmonaten auf dem Lande. Sie besteht auf der einen Seite in der Locomotion mit geordneten Querwellen, auf der anderen in der Fähigkeit, alle der Trocknis ausgesetzten Hautteile zu schützen.

Die locomotorischen Wellen erhalten ihren höchsten Ausdruck bei den Soleoliferen, deren Sohle durch dicht gestellte Querrinnen fein gegliedert ist. Die übrigen zeigen eine scharfe Trennung in zwei Gruppen, je nachdem das locomotorische Feld sich auf die Mittelsohle beschränkt, die durch zwei Längsrinnen gegen die Seitenfelder abgegrenzt ist, oder die Wellen in ganzer Breite über die Sohle ziehen — Aulacopoden und Holopoden. Im Zusammenhange mit den Wellen steht die stets am vorderen Fußrande lokalisierte Ausmündung der schlauchförmigen Fußdrüse. Bei der Rückwanderung ins Wasser gehen die Wellen ohne regelmäßige Ordnung diffus über die Sohle; gleichzeitig bildet sich die schlauchförmige Fußdrüse zurück und wird rudimentär.

Der Schutz der Haut gegen Trocknis wird auf doppeltem Wege erreicht, durch die Skulptur und durch das Retractionsvermögen. Das Integument wird reich an Schleimdrüsen, die zugleich Wasser aufzusaugen vermögen durch die Quellbarkeit des Schleims (Künkel); die Feuchtigkeit wird in bestimmten Rinnen fortgeleitet, so zwar, daß vielfach der Wassergehalt des Urins benutzt wird. Namentlich deutlich ist eine doppelte Nackenrinne auf der Mittellinie des Vorderkörpers. Ein anderes Paar entspringt jederseits außen neben der Wurzel der vorigen und verläuft zur vorderen Ecke der Sohle. Da in ihr auf der einen

Seite zumeist die Genitalöffnung gelegen ist, bleibt es unentschieden, ob sie mit einer ursprünglichen Samenrinne zu tun hat, die bei Verlagerung des Penis nach vorn das Sperma von der Zwitteröffnung zur Rute leitete; denn eine solche Einrichtung findet sich noch bei einigen Auriculaceen, bei anderen und bei Oncidien neben innerem, geschlossenem Vas deferens. Eine andere Rinne läuft rings um den Fuß und grenzt dessen Rand ab. Alle diese Furchen verbinden sich durch anastomosierende Rinnen, besonders regelmäßig bei Nacktschmecken, so daß schließlich ein verwickeltes Netzwerk herauskommt, dessen Maschenräume sich zu Runzeln erheben, ein ähnlicher Schutz gegen Trocknis wie bei den Kröten gegenüber den glatthäutigen Fröschen. Mit der Runzelung verbindet sich ein großer Reichtum verschiedener Ausscheidungen. Eine besondere Stellung nimmt die endständige Schwanzdrüse ein, die sich namentlich bei vielen Tropenformen zu einem länglichen Sacke vertieft. Alle diese Rauhigkeiten verschwinden um so mehr, je feuchter der Aufenthalt der Tiere ist, am stärksten also im Wasser, wobei nur die Oncidien eine Ausnahme machen.

Noch bezeichnender ist die Eigenart, wie die echten Landschnecken der Trocknis durch Einstülpung des Vorderkörpers entgehen. Der Spindelmuskel wird freier als bei den Vorderkiemern. Sein medianer Teil faßt am Pharynx und an der Haut unter der Schnauze an, besondere Bündel ziehen an die Spitze der hohl gewordenen, zylindrischen Fühler. Die Contraction dieses Columellarmuskels stülpt die Tentakel und den Vorderkörper ein und nähert ihn der Spindel, der Fuß folgt nach, indem sich seine seitlichen Ränder zusammenlegen; er wird also der Länge nach gefaltet und nicht, wie bei den Prosobranchien, der Quere nach, wobei nur *Amphibola* mit ihrem Operculum eine Ausnahme macht. Dabei entwickeln sich zwei Paare zylindrischer Hohltentakel, von denen die hinteren auf der Spitze die Augen tragen. Dazu kommen noch ein Paar Lippenwülste oder Mundfühler, die lappenförmig bleiben. Der Trockenschutz wird verstärkt durch einen aus getrocknetem, vom Mantelrande abgeschiedenen Schleim gebildeten Deckel, der die Mündung verschließt. Er kann durch Kalk verstärkt werden. Vermutlich beruht das Clausilium oder Schließknöchelchen der Clausilien auf derselben Abscheidung, nur daß es zu einer dauernden Einrichtung wird und bloß an der einen Seite mit der Spindel verschmilzt, sonst aber rings frei bleibt. Der Deckel der *Thyrophorella*, der mit der Schalenmündung gelenkig verbunden ist, hat eine besondere Herkunft als abgegliedertes Schalenstück. (Das Operculum der *Amphibola* deutet Grenzbeziehungen zu Hinterkiemern an.) Alle diese Einrichtungen fehlen wieder bei den Formen des Wassers. Die Augen liegen am Grunde der auf zwei beschränkten soliden Tentakel, die so wenig wie der Kopf eingekrempelt, sondern nur zurückgezogen werden können. Eine Anzahl abseits stehender Gruppen, wie die Oncidiiden, Vaginuliden und Janelliden, stellen in bezug auf das Retractions- und Einstülpungsvermögen Mittelstufen dar mit zylindrischen, aber bald hohlen,

bald soliden Tentakeln, welche die Augen an der Spitze tragen. Die Testacellen erwerben andererseits Trockenschutz, indem die ganze Haut Schleim absondert; er erhärtet zur Cyste rings um die Schnecke.

Die Schale, stets exogastrisch, wird nur bei den Vaginuliden oder den Soleoliferen im allgemeinen als dünnes Blättchen vom Embryo abgeworfen. Somit stehen diese Nacktschnecken völlig abseits. Wenn man die übrigen in Nacktschnecken und Gehäuseschnecken einteilt, so haben die ersteren, die sich auf das Land beschränken, fast immer noch einen Rest, der im äußersten Falle aus einzelnen Kalkkörnern besteht. Die eigentliche äußere Schale zeigt durchweg gleichförmige Aufwindung; es kommen keine heterostrophen Formen vor. Die Unregelmäßigkeiten bestehen lediglich, soweit sie vorhanden sind, in ungleichförmigem Wachstum, insofern als stärkere Größenzunahme eine plötzliche Erweiterung bedingen kann, bei *Daudebardia*, *Stenogyra* u. a. Umgekehrt kann auch der Abschluß des Gehäuses sich mit einer geringen Verengerung und wohl auch mit der Ablösung des letzten Umgangs verbinden. Im übrigen schwankt die Gestalt von der langgezogenen, turmförmigen Schraube bis zum flachen Napf. Dabei kann die Spindel hohl sein oder solid. Das Maximum der Spindelhöhle wird erreicht bei *Planorbis*, dessen Spira in einer Ebene aufgerollt ist oder sogar, bei linksgewundenem Tier, pseudodexiotrop erscheint. Die Mündung ist stets ganzrandig, wenn auch oft mit aufgeworfener Außenlippe; höchstens kann das abgestumpfte untere Spindelende eine Unterbrechung bewirken, bei *Achatina*. Wulst- und Zahnbildungen, Spindelfalten u. dergl. dienen häufig zur Verengerung der Mündung. Sie bilden sich bei verschiedenen Land- und Wasserformen schon auf früheren Wachstumsstufen aus und bleiben dann bisweilen erhalten, so daß sich diese Gerüste bei der fertigen Schale nicht nur in der Mündung finden, sondern weiter im Innern wiederholen, eine Eigenheit, die sich mit Leisten- und Zahnbildungen an der Spindel, als Folgen der verschobenen Muskelinsertion, als besonders bezeichnend für die Lungenschnecken darstellt. Nur ausnahmsweise erreicht die Schale eine ähnliche Dicke und Schwere wie bei manchen Vorderkiemern, doch immer in mäßigen Grenzen (*Miratesta* z. B.); ebenso zeigt nur ausnahmsweise das Hypostracum schwachen Perlmutterglanz (*Zonites*). Die Oberfläche weist wohl mancherlei Zierrat auf, doch so, daß er fast ausnahmslos erst nur mit der Lupe deutlich wahrzunehmen ist. Das Gleichmaß der Struktur macht trotz der feinen Differenzen, die dem Kenner zur Determination genügen, die Schale wenig geeignet zu klassifikatorischer Verwendung.

Eine besonders kräftige Ausbildung erfährt der Mantel, der bei dem Rückzug während der Ruhe den Weichkörper völlig aufnimmt und den äußeren Abschluß bildet. Meist sind an ihm besondere Einbuchtungen und Auswulstungen ausgeprägt, nach vorn die Nacken-, nach der Schale zu die Schalenlappen. In ihnen spricht sich durchweg die Asymmetrie aus, die den Komplex der Mantelorgane kennzeichnet. Der Nackenteil

wird bei den Limaciden, Arioniden u. a. verbreitert zur Mantelkapuze, welche den retrahierten Kopf schützt. Dadurch, daß zwei Schalenlappen von links und rechts sich auf die Schale hinaufschlagen, bis zur Berührung erweitern und an den Kontaktstellen verschmelzen, entstehen die Anfänge der Nacktschneckenbildung, zu deren Vollendung ein zweites Moment hinzutreten muß, das Herabdrücken des Eingeweidesackes aus dem Schalenraum heraus in den Fuß. Die Nacktschnecke ist fertig, wenn die Umwachsung der Schale durch den Mantel vollendet ist und der Eingeweidesack seine Beziehung zur Schale aufgegeben hat. In diesem Falle ist der Schalenrest in eine flache Schalentasche eingeschlossen, die aber an den Hergang noch immer durch einen Porus erinnert. Seine Lage wechselt nach der anfänglichen Form der Schalenlappen; er rückt nach vorn, wenn sie hinten breiter waren, umgekehrt nach hinten, wenn sie die Schale von vorn her überwuchern. Bei *Philomycus*, bei dem allein der Mantelporus sich zu schließen scheint, erweitert sich die Schalentasche, so daß sie den ganzen Rücken überdeckt und der Mantelrand rings an die Fußrinne stößt. Die höchste Verengerung der Tasche zeigen die Janelliden, bei denen vereinzelte Schalenreste in getrennte Räume des Integuments eingelassen sind. Das äußere Mantelfeld oder Rückenschild wird hier minimal. Damit kann sich eine neue Körperform herausbilden, indem der Körper durch eine ringsumlaufende vorspringende Kante in ein schräg nach unten abfallendes, nach der Sohle zu verengertes Hyponotum und ein flach gewölbtes Rückenfeld oder Notum geteilt wird. Dieselbe Konfiguration wird zur Regel bei den Vaginuliden und Oncidiiden, bei denen indessen die Kante vermutlich den echten Mantelrand darstellt. Dabei löst sich der Rand nur vorn weiter vom Körper ab, so daß eine Tasche entsteht, die den Kopf aufnimmt. Eine andere Richtung schlagen in derselben Gruppe der Soleoliferen die Atopiden ein, indem der Mantelrand sich bis zum Fußrand herunterschiebt, dafür aber einen scharfen Rückenkiel ausbildet. Ein solcher kommt infolge von Analogie und Konvergenz auch bei vielen aulacopoden Nacktschnecken zur Ausbildung und kann bei Tropenformen als vorstehendes Hörnchen die Schwanzdrüse überragen.

Einen besonderen Weg der Nacktschneckenbildung schlagen viele Raublungenschnecken oder Testacelliden ein. Bei manchen rückt das Schälchen infolge von Erweiterung des Vorderkörpers ans Hinterende und wird soweit reduziert, daß eine Pseudonacktschnecke entsteht. In derselben Linie scheint die Schale *Apera* schließlich ganz zu schwinden, vermutlich durch Abstoßung, wie bei *Vaginula* und *Oncidium*. Bei anderen fehlt sie ebenfalls, aber ein minimales Mantelfeld deutet an, daß sie vor dem Schwinden überwachsen wurde. Bei wieder anderen liegt ein wenig größeres Mantelfeld auf der Mitte des Rückens; es schließt noch ein Schälchen ein.

Mit allen diesen Umbildungen geht eine Verschiebung, eine Verlagerung der Leibesöffnungen, des Pneumostoms, Afters, Nierenporus und bisweilen der Geschlechtsöffnung Hand in Hand. In der normalen, be-

schalten Form liegen die drei ersteren zusammen am Mantel- und Schalenrand, bei rechtsgewundenen rechts, bei linksgewundenen links, die Geschlechtsöffnung meist ein Stück davor, entweder als einheitlicher Porus oder so, daß der Penis getrennt und weiter nach vorn gerückt ist, und zwar liegt die männliche Öffnung, sobald sie isoliert ist, stets vorn in unmittelbarer Nachbarschaft des rechten Tentakels. Die Soleoliferen haben den Penis rechts vorn, die Zwitteröffnung liegt zunächst dahinter, rückt aber in fortschreitender Verlagerung immer weiter nach hinten, bis sie bei den Oncidiiden dem Hinterende nahe kommt. Der Nierenporus ist meist an den After gebunden und mündet manchmal in den Enddarm, ebensogut aber auch in die Lunge (s. u.). Der After mündet bei den Auriculiden und wahrscheinlich bei *Apera* noch innerhalb der Lunge, sonst liegt er mit dem Pneumostom wenigstens nahe zusammen, nur bei den Oncidiiden entfernt er sich etwas. Die Lungenöffnung bleibt, wo ein echter Mantel vorhanden ist, an dessen seitlichem Rande. Bei *Apera* liegt sie hinten auf der Mittellinie des Rückens, bei den Soleoliferen rückt sie, in noch schnellerem Tempo als die Zwitteröffnung, von vorn bis ans Hinterende. Man kann diese Verschiebung, welche die Rückkehr zur ursprünglichen Symmetrie anstrebt, als Detorsion betrachten, d. h. als die der Aufwindung entgegengesetzte Bewegung.

Von Sinneswerkzeugen haben wir außer der allgemeinen Empfindlichkeit der Haut, die namentlich in den Tentakeln und am Mantelrande gesteigert ist, als besondere Ausbildungen Seh- und Geruchswerkzeuge. Die Augen, stets als geschlossener Bulbus, zerfallen in die echten Kopfaugen und die Rückenaugen der Oncidiiden. Die Lage der Kopfaugen auf der Spitze oder an der Basis der Fühler wurde bereits erwähnt. Sie können bei Höhlenformen rudimentär werden. Die Rückenaugen vieler Oncidien liegen einzeln oder in Gruppen auf den Rückenpapillen, von denen oft eine Scheitelpapille auf der Mitte des Rückens besonders auffällt. Pigmentflecke an ihrer Stelle werden neuerdings von Stantschinsky als rudimentäre Augen gedeutet.

Die Geruchswerkzeuge bestehen bei den Wasserlungenschnecken in einer trichterförmigen Einstülpung, die sich mit einem Ganglion verbindet. Dieses von Lacaze-Duthiers entdeckte Organ liegt kurz hinter der Lungenöffnung. Bei den Landformen dienen die Knöpfe aller vier Tentakel dem Geruch; dazu kommt bei manchen eine Leiste, die von der Lungenöffnung unter dem Mantel nach links hinüberzieht. Bei *Testacella* liegt die Leiste indes als echtes Osphradium innerhalb der Lungenhöhle, wie Plate nachwies. Die Mundlappen führen oft eine komplizierte Drüse, die bei *Vaginula* in den unteren Fühlern noch verwickelter wird. *Atopos* hat dafür eine kompakte Drüse mit sehr langem Ausführgang, jedenfalls nicht mehr im Dienste der Sinnesleistungen.

Hie und da bilden sich besondere Sinnesknospen heraus, so an den Fußseiten von Soleoliferen. Von zweifelhafter Bedeutung sind Sinnesleisten

im Eingange der Schalentasche vieler Nacktschnecken und ein geschlossenes Sinnesbläschen an entsprechender Stelle bei den Janelliden.

Dem Mangel der Sessilität entspricht es, daß die Statocysten nirgends zu fehlen scheinen. Sie liegen als geschlossene Bläschen mit zahlreichen Otoconien den Pedalganglien an.

Da den Lungenschnecken alle Epipodialfalten, außer den Tentakeln und Lippentastern, fehlen, da die Tentakel stets einfach und unverzweigt sind, da die Mantellappen dem Leibe stets fest anliegen und da der Penis stets vollständig eingestülpt wird, so erhält der Körper etwas Geschlossenes und Abgerundetes in seinen Umrissen.

Die Entwicklung, die an den abweichenden Formen meist am wenigsten untersucht ist, verläuft im allgemeinen ohne Metamorphose, und zwar bei den lebendiggebärenden kaum anders als bei denen, welche ihre Eier ablegen. Das Abwerfen der Larvenschale ist für *Vaginula* durch die Vettern Sarasin festgestellt, für die Oncidiiden zu vermuten. Letztere dürften, gemäß ihrem verschiedenen Aufenthalte, am weitesten variieren. Vielleicht kommt ihnen, wie manchen Auriculiden, ein freischwimmender mariner Veliger zu, der auch bei den thalassophilen Gadinien und Siphonarien zu vermuten ist. Die alte Angabe von Webb und Berthelot, wonach die junge *Parmacella* mit einem echten Operculum die Eischale verläßt, bedarf der Nachprüfung. Dauernd ist der Deckel nur bei der thalassophilen *Amphibola*. Als besonderes Larvenorgan der Landformen hat die Schwanzblase oder Podocyste, der eine weniger abgegliederte Nackenblase gegenüber stehen kann, zu gelten. Die Beschaffenheit der Eischale richtet sich nach dem Aufenthalt der einzelnen Familien. Die im Wasser und im Feuchten lebenden haben sie dünn und durchsichtig, wozu noch eine Schleimhülle kommen kann, welche die Eier zum Gallertlaich verbindet; je trockner der Aufenthalt, desto mehr Kalk wird der Schale zugefügt. Derartige Eier erreichen bisweilen einen bedeutenden Umfang, so daß sie die aller übrigen Mollusken nicht nur relativ, sondern absolut an Größe übertreffen. Dieser Größe entspricht die verhältnismäßig geringe Anzahl. Bei den Lungenschnecken werden niemals die hohen Zahlen erreicht wie bei Vorder- und Hinterkiemern.

b. Innere Merkmale.

Dem äußeren Gleichmaß entspricht eine innere Harmonie, so daß bei allen Formen die wesentlichen Organe eine übereinstimmende Grundlage zeigen. Im einzelnen aber bildet sich eine sehr große Summe von Verschiedenheiten aus.

Die Pallialorgane bestehen aus dem Pericard mit einfacher Kammer und Vorkammer, ohne Pericardialdrüse*), aus Niere und Lunge. Herzbeutel

*) Neuerdings wird durch G. Rolle eine Pericardialdrüse von *Limnaea* gemeldet.

und Niere sind durch einen Renopericardialgang verbunden. Die Angabe Hallers von einer doppelten Verbindung ist bereits zurückgewiesen worden. Fraglich bleibt es, ob gelegentlich der Kanal in der späteren Entwicklung obliterieren kann; es ist kaum wahrscheinlich. Die Stellung des Herzens ist im allgemeinen die der Vorderkiemer, also das Pericard nach vorn gewendet, aber die mancherlei Verschiebungen des Mantels (s. o.) bedingen auch hier Verlagerungen, wenn auch nicht allzu erhebliche.

Die Niere ist blättrig, und die Zellen auf den Blättern beladen sich meist mit Harnsäureconcrementen. Aber die Form der Niere, noch mehr die des Harnleiters, und ihr Verhältnis zur Lunge wechseln außerordentlich. Bei den Arioniden umfaßt die Niere das ganze Pericard. Meist bildet sie einen rundlichen oder länglichen Sack. Der Ureter, der eine wesentliche Erwerbung der Pulmonaten bedeutet, kann vollkommen fehlen, nicht nur da, wo der Nierensack, die Urinkammer, sich unmittelbar neben dem Pneumostom nach außen öffnet, sondern auch, wenn die Niere tief im Hintergrunde der Lunge liegt, in welchem Falle sich der Harn in die Lunge ergießt und durch eine Rinne zum Pneumostom geleitet wird, eine Anordnung, welche von Jhering zu der Auffassung der Lunge als erweiterter Harnleiter verführte, daher er die Pulmonaten schlechtweg als Nierenatmer oder Nephropneusten bezeichnete, eine Anschauung, welche jetzt wohl allgemein zurückgewiesen wird. Der Harnleiter erfährt mancherlei Knickungen; im einfachsten dieser Fälle zerfällt er in einen rückläufigen Teil und in einen nach vorn zum Pneumostom ziehenden. Dabei können aber gleich wieder diese beiden Schenkel sich so verschieden verhalten, daß sie entweder einen trennenden Lungenflügel zwischen sich nehmen, oder aber eng aneinander liegen und den Lungenflügel auf der Außenseite liegen haben. In anderen Fällen werden die Knickungen des Ureters zahlreicher und komplizierter, namentlich bei Vaginuliden und Janelliden, und es wurde oben bereits gemeldet, daß der Ureter schließlich in den Enddarm ausmünden kann. Die Lösung aller dieser Differenzen ist vermutlich darin zu suchen, daß die Lunge, die bei den Ancyliden kaum angedeutet ist, bei den Vaginuliden vermutlich fehlt, gar nicht als streng homologes Organ von einem gemeinsamen Vorfahr übernommen wurde, sondern sich in den verschiedenen Gruppen selbständig durch Einstülpung immer an derselben Stelle neben dem After bildete. Bei weiterem Vordringen nach innen schlug sie dann verschiedene Wege ein, so daß sie bald einen einheitlichen Sack bildete, bald sich am Pericard gabelte und mit zwei Flügeln um dieses herumlegte oder auch unter ihm vordrang. Auf diesem Wege mochte sie dann den Ureter verschiedentlich beeinflussen und zu Knicken zusammenschieben.

Die Ausbildung des Atemgewebes besteht im wesentlichen in der Vascularisation der Lungendecke, die gelegentlich auf den Boden übergreift. Das Gefäßnetz beschränkt sich aber häufig auf die Nachbarschaft des Pneumostoms, so daß die hinteren, inneren Teile als Luftsäcke Re-

servoire bilden, wie etwa in der Schlangenlunge. Das Gefäßnetz bleibt entweder flächenhaft ausgebreitet, oder es erhebt sich zu einem dichten Maschengewebe. Bei den Janelliden nimmt dieses auf Kosten des gemeinsamen Hohlraums so sehr überhand, daß sie Plate als Tracheopulmonaten allen übrigen, die er Vasopulmonaten nannte, gegenüberstellte.

Für das Wesen der Lunge scheint das enge, verschließbare Pneumostom entscheidend, gleichgültig, ob der Atemraum sich mit Luft oder mit Wasser füllt. Letzteres bildet bei manchen Thalassophilen die Regel und hat zur adaptiven Kieme in der Lunge von *Siphonaria* geführt; bei denen des Süßwassers tritt es nur gelegentlich ein in tieferen Wasserschichten. Jene adaptive Kieme so gut wie die von *Miratesta* deutet den Übergang zu den Opisthobranchien an, kann aber ebensogut als Konvergenzerscheinung gedeutet werden.

Der Kreislauf ist nicht überall gleichmäßig durchgearbeitet. Im allgemeinen entspringt aus der Herzkammer eine einfache Aorta, die sich bald in eine Kopf- und eine Eingeweidearterie gabelt. Die Kopfaorta versorgt die vorderen Teile der Eingeweide, läuft zu den unteren Schlundganglien und tritt in den Fuß ein, dessen Schwellung besorgend. Ihr Stamm verschmilzt bei manchen mit dem Lungenboden oder Diaphragma. Die Intestinalarterie versorgt den Eingeweidesack. Unsicher ist es in vielen Fällen, wie deren feinste Verzweigungen in das Integument übertreten. Aus der Haut führen Sinus das Blut zur Lunge. Bei den Soleoliferen haben die Sinus der Haut, am regelmäßigsten an der Seite des Fußes, starke Sphincter, welche die Schwellung der Sohle regeln.

Der Verdauungskanal besteht durchweg aus dem Pharynx mit zwei Speicheldrüsen und dem Darm mit der Leber oder Mitteldarmdrüse. Der Pharynx enthält eine vielreihige Radula, deren Differenzen weniger groß sind, als bei den Vorderkiemern. Am Mundeingange sind bald seitliche, meist aber ein oberer Kieferbogen vorhanden. Bisweilen fehlt er, bei den agnathen Raublungenschnecken. Bei vielen von diesen wird der Pharynx so gewaltig, daß er die ganze Physiognomie des Körpers beherrscht; auf ihm allein beruht die Verlängerung des Vorderkörpers bei den Testacelliden, wo er die übrigen Organe zurückdrängt. Als besonderes Merkmal der Pulmonaten könnte man den Mangel wahren Knorpelgewebes in dem sogen. „Zungenknorpel“, dem Stützbalken der Radula, anführen. Die Speicheldrüsen entsenden ihre Gänge nicht immer durch den Schlundring; wo sie es tun, in gewöhnlicher Lage, können besondere Haufen von Drüsenzellen, die Nalepaschen Drüsen, die Einmündung der Speichelgänge in den Pharynx umgeben. Ein Kranz von Hautdrüsen um die Mundöffnung, das Sempersche Organ, wird wohl den Speicheldrüsen zugerechnet. Der Darm wechselt in seiner Länge. In der Regel zerfällt er in vier Schenkel, wozu bisweilen ein drittes Paar tritt. Verkürzung tritt ein bei den Raublungenschnecken, am stärksten bei *Atopos*.

Die Darmerweiterungen wechseln. Auf den Schlund folgt oft ein kurzer Kropf oder Vormagen; Oncidiiden und Wasserlungenschnecken haben einen Kaumagen. Eine verdickte Stelle pflegt die Lebergänge aufzunehmen. Die Leber ist selten einfach, in der Regel doppelt, bei den Oncidien dreifach. Der Enddarm hat bisweilen einen Blinddarm. Besondere Analdrüsen fehlen.

Das centrale Nervensystem ist stets als geschlossener Schlundring entwickelt, mit scharfer Trennung zwischen Ganglien und Nerven. Zwischen den Ganglien finden mancherlei Verschmelzungen statt, namentlich in der Visceralkette. Durch die Aufwindung bedingte Chiastoneurie läßt sich nur in Andeutungen verfolgen. Schiefe Lage des Vorderdarms gibt bessere Anhaltspunkte als das Nervensystem.

Als gemeinsame Grundlage der Geschlechtswerkzeuge, die überall wiederkehrt, hat wohl zu gelten: Die Zwitterdrüse, der Zwittergang der Eier und Sperma ableitet, das Receptaculum seminis, in dem zugleich die Befruchtung stattfindet, die Eiweißdrüse und ein verschieden langer, drüsiger Spermoviduct, aus zwei zusammengelöteten Rinnen bestehend. An diesen Abschnitten wechselt wohl höchstens die Zerklüftung der Zwitterdrüse in einzelne Lappen. Der Spermoviduct zerlegt sich in Oviduct und Vas deferens, die an der äußeren Zwitteröffnung wieder zusammentreffen. Der Samenleiter kann, geschlossen oder zur äußeren Flimmerrinne umgewandelt, zum Penis nach vorn ziehen, bei Basommatophoren und Soleoliferen, so daß Diaulie vorhanden ist. Bei den normalen münden Samen- und Eileiter in ein gemeinsames Atrium genitale. Dieses nimmt noch einen dritten Gang auf, der zu einem blind geschlossenen Raum führt, der Bursa copulatrix oder Befruchtungstasche (häufig als Receptaculum seminis bezeichnet). Wenn von der Bursa aus, wie bei den Vaginuliden, ein Verbindungsgang nach dem Vas deferens und dem eigentlichen Receptaculum führt, dann kann man darin mit v. Jhering den Rest einer triaulen Anlage erblicken, mit dreifacher Öffnung, einer für den Penis, einer für die Begattung und einer für die Eiablage. Doch kommt bei den Pulmonaten kein Fall vor, in dem die beiden letzteren Poren voneinander getrennt wären. Die verschiedenen proximalen Anhangsdrüsen des Samenleiters werden als Prostata bezeichnet, die des Oviducts als Eileiter-, Uterus-, Schalendrüse u. dgl. Der distale Teil des Samenleiters heißt, wenn er drüsig ist und eine Hülle für das Sperma, eine Spermatophore, liefert, Epiphallus, der oft mit besonderen Anhangsdrüsen, Flagellum, versehen ist. Dicker Muskelbelag oder gewundene Wege schaffen verschiedene Verwicklungen. Das letzte Ende bildet endlich den sehr wechselnden Penis mit seiner Scheide. Ein Penisretractor, oft durch sekundäre Muskeln unterstützt, bewirkt die Einstülpung der Rute. Bisweilen kommt es gar nicht zur Bildung eines ausstülpbaren Penis, sondern die weiblichen Abschnitte, der Oviduct oder der Gang der Bursa oder das gemeinsame Atrium genitale werden ausgestülpt und vermitteln die Vereinigung in der

Copula. Sie haben dann entsprechende Retractoren. Besondere Retentoren dienen hie und da zur Verhinderung übermäßiger Ausstülpung. Bei vielen Landformen gesellen sich dazu die mannigfachsten Reizwerkzeuge, die ihren höchsten Ausdruck im losgelösten Liebespfeil finden sowie in seiner Vervielfältigung bis auf ein Dutzend. Sie dokumentieren sich bald in Reizpapillen der Penisscheide oder des Atriums, bald in einem durchbohrten oder undurchbohrten Penisstachel, bald treten sie in besondere Pfeilsäcke über, die sich wieder mit verschiedenartigsten Drüsen verbinden. Kompliziert werden die Verhältnisse dadurch, daß die Pfeildrüsen sich auch von den Reizorganen loslösen und selbständig ausbilden können, ferner dadurch, daß sie sich bald mit dem Eileiter, bald mit den männlichen Wegen verbinden, was in den Fällen eines weit nach vorn verlagerten, abgetrennten Penis das Bild besonders verwickelt macht. Im entgegengesetzten Extrem können alle entbehrlichen Reizorgane in Wegfall kommen. Das geschieht u. a. bei *Limax*, bei den Clausilien, namentlich aber bei den Raublungenschnecken, bei denen sich dafür ein besonderer Verbindungsgang zwischen dem Penis und dem Vas deferens, ober- und unterhalb des Epiphallus, herausbildet, um innere Selbstbefruchtung zu ermöglichen. Bei den Landformen geht, soweit bekannt, der Copula ein intensives Vorspiel voran, das bei denen des Wassers völlig zurücktritt. Ebenso ist bei den ersteren die Befruchtung eine wechselseitige, bei denen des Wassers kann sie bloß einseitig erfolgen. Schließlich fehlt es nicht an Verkümmerung der männlichen Copulationsorgane, die vermutlich zur Parthenogenese führt. Jedenfalls beruht auf der Entfaltung der Geschlechtswerkzeuge der Hauptreichtum der Lungenschnecken.

Einem starken Wechsel unterliegt auch das Muskelsystem, welches die Retraction des Körpers und seiner einzelnen Teile besorgt. Gehäuseschnecken des Landes entwickeln den einheitlichen Columellaris mit seinen verschiedenen Bündeln für die Schnauze, den Pharynx, die Tentakel und den Fuß (s. o.). Bei den Wasserlungenschnecken löst er sich kaum aus dem allgemeinen Hautmuskelschlauch los. Bei den verschiedenen Nacktschnecken zerlegt er sich häufig in seine einzelnen Komponenten, von denen einzelne unterdrückt werden können. Bei Schnecken mit napfförmiger Schale *(Siphonaria)* tritt an Stelle des Spindelmuskels ein Hufeisen sekundär erworbener Haftmuskeln, die nur fälschlich als Columellaris bezeichnet werden.

c. Biologisches.

Da sich unter den Pulmonaten weder festgewachsene*) noch parasitische Formen finden, bewahrt ihr Bau ein gewisses Gleichmaß. Es

*) Allerdings scheinen einige von denen mit napfförmiger Schale nach Art mancher Patellen den Ortswechsel aufgegeben zu haben, *Protancylus* im Süßwasser, *Camptonyx* auf dem Lande. Wie die Patellen behalten sie indes ihre freie Kriechsohle. Festwachsen der Schale ist ausgeschlossen.

kommen nirgends einzelne Organe in Wegfall, und Neuerwerbungen beruhen nur auf Differenzierung der vorhandenen. Die stärkste ist wohl die Podocyste der embryonalen Landschnecken. Das Gleichmaß wird am ausgeprägtesten im Süßwasser, dessen Lungenschnecken einen zwar reich differenzierten, aber doch eng zusammengehaltenen alten Stamm bilden; die Nacktschnecken fehlen völlig. Die Litoralzone des Meeres hat in der Gruppe der Thalassophilen zunächst einen verwandten Zweig. Beide werden durch die Auriculiden des Landes zusammengehalten, und zwar um so mehr, als diese die Nähe des Meeres bevorzugen und nur in unserem kleinen *Carychium* und seinem cavicolen Verwandten *Zoospeum* das innere Festland erobern, freilich nur an feuchtesten Stellen. Als biologische Übergangsformen bevorzugen manche von den eben genannten Gruppen das Brackwasser. Am Meeresstrande kommen aber als ganz neues und eigenartiges Element die Oncidiiden hinzu. Es ist bezeichnend, daß diese sowie die Auriculaceen sich auf die wärmeren Teile der Erde beschränken, so gut wie die Thalassophilen. Nur die Süßwasserformen haben sich unter diesen altertümlichen über alle Klimate ausgebreitet, und damit hängt es wohl zusammen, daß sie allein auch von der Strandlinie vereinzelt bis in die abyssische Tiefe der Binnenseen vorgedrungen sind.

Das Gros der echten Landschnecken scheut weder vor dem Gletscherrande und dem Polareis noch vor der Wüste zurück; kleine beschalte Formen und Nacktschnecken dringen auf ersteres Gebiet, dickschalige auf letzteres vor. Der größte Reichtum entwickelt sich auch von dieser Gruppe in den Tropen und Subtropen, die namentlich in Janelliden und Vaginuliden, aber auch in Urocycliden, Achatinen u. dgl. m. besondere Typen entwickeln.

Auf die echten Landformen beschränkt sich ein großer Reichtum von biologischen Anpassungen, Mimicry, Autotomie, Schutz- und Schreckfarben, Ekelstoffe usw., die namentlich bei den Nacktschnecken weit über das Maß der Vorderkiemer hinaus entwickelt werden. Ihre Wurzel haben sie in dem Einfluß der klimatischen, meteorischen Bedingungen, denen der Körper der Landnacktschnecken in maximo ausgesetzt ist.

Die Pulmonaten bleiben im Durchschnitt kleiner als die Vorderkiemer.

d. Einteilung.

Die mancherlei Schwierigkeiten, ein einheitliches System zu gewinnen, treten aus der vorstehenden Übersicht wohl schon hervor. Wenn wenigstens der Abschluß der Pulmonaten gegen die Vorderkiemer leicht ist, so ist doch die Grenze gegen die Opisthobranchien schon verschiedentlich schwankend. Daß man die Oncidiiden den Hinterkiemern hat zurechnen wollen, hat keinen Anklang gefunden und ist vorübergegangen. Vorläufig ist zu den Gymno- oder Nudibranchien kein unmittelbarer Übergang zu finden. Unsicherer bleibt dagegen das Verhältnis zu den Tecti- oder Steganobranchien. Köhler als ihr Monograph ist geradezu der

Meinung, daß *Siphonaria* diesen zuzurechnen sei. Doch nicht nur die Thalassophilen, auch die Süßwasserformen, welche die Sarasins von Celebes beschrieben, *Miratesta* und *Protancylus*, zeigen in Kiemenanlagen und in dem taschenförmigen sensitiven Hautlappen am Grunde der Tentakel enge Beziehungen zu denselben Tectibranchien; und wenn man das Operculum von *Amphibola* dazunimmt, dann kann man die von Pelseneer und Bouvier auf Grund des Nervensystems ausgesprochene Meinung, daß *Actaeon* als ursprünglichster Hinterkiemer an *Trochus* anzuschließen sei, wenigstens in dem Sinne deuten, daß hier eine Übergangsstelle vorliegt. Meiner Meinung nach führt der Weg hier von den ältesten Lungenschnecken als Vorläufern zu den Opisthobranchien, so daß man für beide zusammen wohl die Jheringsche Bezeichnung Ichnopoden gelten lassen könnte, freilich in anderem Sinne, als der Autor wollte.

Pelseneer hat schließlich gute Gründe vorgebracht, welche es erlauben, zwischen Tectibranchien und Pulmonaten unter allen Umständen eine Grenze zu ziehen; sie stellt alle die Formen, über deren Zugehörigkeit zu Hinterkiemern oder Lungenschnecken Zweifel geäußert waren, auf die Seite der Pulmonaten.

Die wichtigste Grundlage ist die Aufstellung der Basommatophoren und der Stylommatophoren durch A. Schmidt. Sie entsprechen Jherings Branchiopneusten und Nephropneusten, ohne den unsicheren, hypothetisch-theoretischen Hintergrund. In der Tat ist es bezeichnend genug, daß die eigentlichen Wasserlungenschnecken die Augen an der Basis, die eigentlich terrestrischen auf der Spitze der Fühler tragen. Nur erhebt sich hier die Schwierigkeit, daß die Einstülpbarkeit als echteste Landanpassung doch nicht allen Stylommatophoren zukommt. Vielmehr haben gerade die abweichenden Gruppen der Vaginuliden und Oncidiiden das Auge an der Spitze eines soliden Tentakels. Und wenn sich auch z. B. Pelseneer noch mit den beiden Gruppen begnügt, so muß man zum mindesten die Stylommatophoren schärfer gliedern.

v. Jhering stellte gelegentlich zwei andere Gruppen auf, die Meganota und Micronota. Letztere sollte die mit gewöhnlichem, auf einen Rückenteil beschränkten Mantel umfassen, erstere die, bei denen der Mantel sich über die ganze Rückenseite ausdehnt. Doch sind die Formen, aus denen die Gruppe sich aufbaut, *Vaginula* und *Philomycus*, beinahe in jeder Hinsicht zu verschieden, als daß ihre Vereinigung der natürlichen Verwandtschaft entsprechen könnte.

P. Fischer ist wohl insofern am weitesten gegangen, als er die Basommatophoren in drei Unterordnungen teilte, die Stylommatophoren aber zusammenließ:

Ordnung: *Pulmonata*
- *Stylommatophora* . . Unterordng.: *Geophila.*
- *Basommatophora* . .
  - „ : *Geohydrophila.*
  - „ : *Hydrophila.*
  - „ : *Thalassophila.*

Unter Geohydrophilen versteht er die Auriculiden und Otiniden, unter Hydrophilen die eigentlichen Süßwasserlungenschnecken, nämlich Limnäiden, Physiden und Chiliniden, unter Thalassophilen die Siphonariiden, Gadiniiden und Amphiboliden.

Die Hauptschwierigkeit liegt in der weiteren Gliederung der Stylommatophoren. Pilsbry hat gelegentlich Niere und Ureter als Einteilungsgrund benutzt, was uns später beschäftigen wird. Sein Hauptverdienst liegt, wie das von Pfeiffer, Albers, von Martens u. a., in dem System der beschalten Formen, der Heliceen im weiteren Sinne. Eine solche Beschränkung kommt hier zunächst nicht in Betracht. Mörch nahm den Kiefer zu Hilfe und unterschied:

Agnatha, Kieferlose, d. h. die Testacelliden.

Oxygnatha, Kiefer mit scharfem Mittelzahn; *Vitrina*, *Limax* usw.

Aulacognatha, Kiefer gestreift, mit gezähneltem Rande; *Clausilia*, *Pupa* usw.

Goniognatha, Kiefer aus einzelnen, schief gestellten, unvollkommen verschmolzenen Blättchen bestehend; *Orthalicus* z. B.

Elasmognatha, Kiefer in eine elastische Gaumenplatte verlängert; *Succinea*.

Semper, an Tropenformen geschult, legte das Hauptgewicht auf die Schwanzdrüse und unterschied Zonitiden mit und Heliciden ohne solche. Die letzteren gliederte er in Vitrinen mit geteilter Sohle, wobei nur das durch Rinnen abgeteilte Mittelfeld die locomotorischen Wellen zeigt, und in Helicinen mit ungeteilter Sohle. Auf die letzteren erst wandte er Mörchs weitere Einteilung an.

Hier tritt ein neues Prinzip auf, das der Sohlenteilung, wonach Pilsbry die Aulacopoden und Holopoden unterschieden hat.

Plates Betonung der Lunge hat nur sekundären Wert. Die Opisthopneumonen, bei denen die Lungenöffnung gegen das Hinterende gelegen ist, umfassen so verschiedene Formen wie Testacellen, Vaginuliden und Oncidiiden. Seine Gegenüberstellung der Janelliden als Tracheopulmonaten und aller übrigen als Vasopulmonaten läßt sich zwar nach der Beschaffenheit der Lunge wohl aufrecht erhalten, nicht aber nach den übrigen Organen.

Fischer benutzt die Geschlechtsöffnung, die Trennung oder Vereinigung des männlichen und des Zwitterporus, und in zweiter Linie den Kiefer zu folgender Gruppierung:

- *Stylommatophora*
  - *Monotremata*
    - *Agnatha* . . . . . Testacelliden.
    - *Gnathophora*
      - *Hologna tha* . . . . . Selenitiden, Limaciden, Philomyciden, Bulimuliden, Pupiden usw.
      - *Elasmognatha* . . . . . Succineiden, Janelliden.
  - *Ditremata*
    - *Terrestria* . . . . . Vaginuliden.
    - *Aquatica* . . . . . Oncidiiden.

Wenn hier die Raublungenschnecken in zwei Familien, Testacelliden und Selenitiden, untergebracht sind, so konnte ich zeigen, daß im Grunde genommen jede Stylommatophorenfamilie ein Glied an die Gruppe der Testacelliden abgegeben hat, die somit lediglich auf Konvergenz beruhen.

Mir scheint noch immer, daß auf die Ausbildung der Sohle ein Hauptgewicht zu legen sei. Die Abgliederung der Soleoliferen ist völlig naturgemäß; sie sind nicht, wie die Tracheopulmonaten, durch Übergänge mit den übrigen verbunden. Eine Unklarheit entsteht nur insofern, als sich ihnen die Oncidiiden anschließen dürften, aber mit Verlust der Sohlengliederung, vermutlich durch Aufenthalt im Wasser. Den Soleoliferen könnte man alle übrigen als Lissopoden, mit glatter Sohlenfläche, gegenüberstellen, diese in Bas- und Stylommatophoren zerlegen und für die letzteren die beiden Gruppen der Holopoden und Aulacopoden gelten lassen, wobei allerdings eine Schwierigkeit auftaucht, insofern als z. B. die Arioniden zwar nur das Mittelfeld der Sohle zum Kriechen benutzen, nach Art der Aulacopoden, es aber nicht durch Furchen von den Seitenfeldern abgrenzen, so daß die ruhende und tote Schnecke holopod erscheint. Man wird sich bei dieser Einteilung klar machen müssen, daß man bloß die Verhältnisse des toten Fußes zugrunde legen darf. Damit erhalten wir:

Lissopoda { *Basommatophora*
Stylommatophora { *Aulacopoda:* Zonitiden, Vitriniden, Limaciden usw.
Holopoda: Heliciden, Pupiden usw.

Soleolifera . . . . . { Atopiden, Vaginuliden.
Oncidiiden.

Im folgenden werde ich mich dieser Systematik zumeist bedienen, ohne auf den Ausdruck Lissopoden besonderen Wert zu legen.

Alle weiteren systematischen Bestrebungen, unter denen Pilsbrys Klassifikation der Heliciden an erster Linie steht, haben ihre Bedeutung innerhalb der kleineren Gruppen, daher sie erst später berücksichtigt werden sollen.

Literatur.

Die fortlaufenden Sammelwerke bilden natürlich für die Systematik und Zusammenfassung die Hauptquellen. Pilsbry hat in Tryons Manual die Pulmonaten zum größeren Teile beendet, in Martini und Chemnitz sind einzelne Familien weiter vorgeschritten als in der amerikanischen Bearbeitung. Roßmäßlers Ikonographie, von Kobelt fortgesetzt, liefert mehr Einzelheiten.

A. Allgemeines (Geschichte, allgemeine Morphologie, Bastardbildung, Teratologie usw.).

1. **Adams, L. E.**, Observations on some British Land and Freshwater Shells. Journ. of Conch. IX. 1900.
2. **Allman, G. J.**, Note on the Formation of the Epiphragm of Helix aspersa. Journ. Linn. Soc. London XXV. 1896.
3. **Aßmann, W.**, Gesetz der Bänderverteilung an Helix nemoralis. Zeitschr. f. Malacozool. IX. 1852.
4. **Baker, F. C.**, On the Correct Position of the Aperture in Planorbis. Journ. Cincinnati Soc. nat. Hist. XIX. 1896.
5. ——, The digitations of the mantle in Physa. Bull. Chicago ac. sc. II. 1901.
6. ——, Application of de Vries's Mutation theory to the Mollusca. Am. Natural. XV. 1906.
7. **Barbié, Aug.**, Note sur une monstruosité du Planorbis corneus. (1 C.) Mém. Acad. Dijon. 2. Sér. I. 1852/53.
8. **Baudon**, Cas d'albinisme et de monstruosité scalaire du Planorbe corné. Journ. de conchyl. VII. 1858.
9. **Bellevoye, A.**, Les variétés de l'Helix pomatia. Bull. soc. Reims 1904.
10. **Binney, G. W.**, The Mollusks of our Cellars. Am. Natural. IV. 1871. S. 166—171.
11. **Blainville, H. D. de**, Note sur l'animal du genre Scarabaeus de M. Denys de Montfort (Helix Scarabaeus L.). Journ. de Phys. XCIII. 1821.
12. **Böttger, O.**, Scalaroide Helix in Masse. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XII. 1880.
13. **Boycott, A. E.**, On Shell-coloration in British extra-marine Mollusca. The Zoologist (3.) X. 1896.
14. **Brockmeier, H.**, Über Bastarde von Helix nemoralis und Helix hortensis. Tagebl. 61. Vers. d. Naturf. u. Ärzte Köln 1889.
15. **Broeck, E. van den**, Considération sur les déviations scalariformes présentées par les Planorbis complanatus . . . Ann. soc. malac. Belgique VII. 1872.
16. **Buchner, O.**, Einige ergänzende Bemerkungen über Gehäuseabnormitäten bei unseren Landschnecken. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg LVIII. 1902.
17. **Carrington, J. T.**, Scalariforme Shells. Sc. Gossip, N. S. III. 1896.
18. **Cockerell, T. D. A.**, Notes on Agriolimax. Nautilus XI. 1897.
19. **Conant, H. S.**, The Conchometer. Amer. Natural. XXXV. 1901.
20. **Coutagne, G.**, Recherches sur le polymorphisme des mollusques de France. Ann. Soc. Agric. Sc. Ind. Lyon (7) III. 1896.
21. **Crosse, H. et P. Fischer**, Sur la résorption des parois internes du test chez les Auriculidae. Journ. de Conchyl. XXVII. 1879.
22. —— ——, Note complémentaire sur la résorption des parois internes du test chez les Auriculidae. Journ. de Conchyl. XXX. 1884.

23. **Dall, W. H.,** The mechanical cause of folds in the aperture ot the shell of Gasteropoda. Trans. Wagner Free Instit. III. 1890. Amer. Naturalist XXVIII. 1894.
24. **Daniel, J. E.,** Simultaneous occurrence of five sinistral examples of Helix aspersa. Quart. Journ. of Conchol. I. 1874—78.
25. **Denson, S.,** Some account of the Limax Sowerbyi of Férussac. London's Magas. Nat. Hist. V. 1831.
26. **Des Moulins, Ch.,** Mém. sur cette question: Le genre Planorbis est-il dextre ou sénestre? Actes Soc. Linn. Bordeaux IV. 1830.
27. ——, Note sur l'épiphragme du Planorbis leucostoma. Actes Soc. Lin. Bordeaux V. 1832.
28. **Dodd, B.,** Probable causes of abnormal variation in Limnaea. Journ. of Conchol. IV. 1885.
29. **Doherty, W.,** Remarks on a dentate variety of Conulus fulvus. Quarterly Journ. of Conchol. I. 1874.
30. **Draparnaud, Js.,** Observations sur l'Helix algira. Journ. de la soc. de santé et d'hist. nat. de Bordeaux I.
31. **Férussac,** Historique des Limaces. Isis 1822.
32. **Fischer, H.,** Sur l'animal du Bulimulus pallid. Sowerby. Journ. Conch. Paris XLIII. 1896.
33. **Fischer, P.,** Une monstruosité de l'Helix aspersa. Journ. de Conchyl. VII. 1858.
34. ——, De la respiration chez les Gastéropodes pulmonés terrestres. Journ. de Conchyl. IX. 1861.
35. —, Note sur la sinistorsité de la coquille des jeunes Planorbis. Journ. de Conchyl. XXV. 1877.
36. ——, Sur une anomalie de l'animal de l'Helix nemoralis. Journ. de Conchyl. XXV. 1877.
37. ——, Note sur les dents intérieurs de la coquille de l'Helix polygyrata Born. Journ. de Conchyl. XXV. 1877.
38. ——, Cas d'albinisme chez le Limax maximus. Journ. de Conchyl. XXVIII. 1880.
39. ——, Note sur la structure interne de la coquille du Pupa candida Lam. Journ. de Conchyl. XXXVI. 1890.
40. **Forster, Fortunat,** Ideen über die Gebilde der Clausilien. Nova Acta Leop. XIX. 1842.
41. **Fulton, H. C.,** The presence of a double wall in some species of the Diaphora group of Ennea. Proc. mal. soc. London VII. 1907.
42. **Gassies, G. B.,** Essai sur le Bulime tronqué. Observations prises depuis l'accouplement jusqu'à l'état adulte.
43. **Gegenbaur,** Lebende Doppelmißbildung von Limax. Verhandlg. d. phys.-med. Ges. Würzburg II. 1852.
44. **Gude, G. K.,** Armature of Helicoid Landshells. Sc. Gossip, N. S. III. 1896 und 1899.
45. ——, On the occurrence of internal septa in Glyptostoma newberryanum. Proc. mal. Soc. London VI. 1905.
46. **Guerne, J. de,** Note sur un cas de monstruosité scalaire du Planorbis rotundatus Poiret. Proc. verb. soc. mal. Belg. XII. 1884.
47. **Guignon,** Helix hortensis avec ommatophore dichotomée. Feuille jeunes Natural. (3) XXVI. 1896.
48. **Gulick, J. T.,** Evolution, racial and habitudinal. Publ. Carnegie Inst. XXV. 1905.
49. **Harting, P.,** Zamenstelling der schelp en des deckels van Helix pomatia. Album d. Natuur 1863.
50. **Herissant, Fr. Dav.,** Observation sur l'opercule d'un Limaçon de vigne composé de deux substances, l'une animale et organisée et l'autre purement terreuse et

en tout semblable à la nature des Coquilles. Hist. et Mém. Acad. Scienc. Paris 1765.

51. **Hesse, P.**, Miszellen. Jahrb. d. d. mal. Ges. VIII. 1882ff.
52. **Hofer, Joh.**, Observatio zoologica (über Planorbis nautileus). Acta Helvet. IV. 1760.
53. **Honigmann, H.**, Beiträge zur Kenntnis des Albinismus bei Schnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
54. **Horsley, J. W.**, Notes on Helix nemoralis Linné and Helix hortensis Mueller. Journ. Malac. VI. 1897.
55. **Hyatt, A.**, Evolution and Migration of Hawaiian Land shells. Proc. Amer. Ass. Adv. Sc. 47th Meet. 1898.
56. **Jeffreys, J. G.**, On the animal of Zonites excavatus . . . Ann. nat. hist. (3) X. 1862.
57. **Kappers, C. U. A.**, Die Bildung künstlicher Molluskenschalen. Ein Beitrag zu Hartings Versuchen über die künstliche Herstellung von Skeletten. Zeitschr. f. allgem. Physiol. VII. 1907.
58. **Kew, H. W.**, Note on a two-banded shell of Helicigona arbustorum from Wendsleydale. Naturalist 1903.
59. **Knight, G. A. Fr.**, On the phenomenon of sinistrorsity in the Mollusca. Transact. Perthshire soc. nat. sc. IV. 1905.
60. **Kobelt, W.**, Gebänderte Limnäen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. X. 1878. Verwandte Aufsätze: Malac. Bl. XVII—XIX. 1870—72.
61. ——, Eine merkwürdige Abnormität von Helix pomatia. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1904.
62. **Küster, H. C.**, Ein Analogon der Spirallamelle in der Clausilienmündung bei Arten der Gattung Pupa. 10. Ber. d. naturforsch. Ges. Bamberg 1875.
63. **Kurr**, Zur Naturgeschichte einiger Heliceen und über Helix vitrea Born. Zeitschr. f. Malacozool. IX. 1852.
64. **Lang, A.**, Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Denkschr. Ges. Jena XI. 1904.
65. **Lataste, F.**, Sur les troncatures successives d'un Helix aspersa en forme de corne d'abondance. Journ. de Conchyl. XXIV. 1876.
66. **Leonhardt, E.**, Die Weinbergschnecke (Helix pomatia). Natur u. Haus XV. 1906.
67. **Leuchs, Joh. Karl**, Vollständige Naturgesch. der Ackerschnecke, nebst Anleitung sicherer u. erprobter Mittel zur Verhütung der starken Vermehr. u. zur Vertilgung derselben. Gekr. Preisschr.
68. **Logan, F.**, On the habits of testaceous Mollusca belonging to the genera Achatina and Phasianella. Edinb. new. Phil. Journ. XXVIII. 1840. — Fror. N. Not. XIII. No. 283. 1840.
69. **Lowe, R. T.**, Description of the animal to which belongs the shell called, by the baron de Férussac, Helicolimax Lamarckii. Zoolog. Journ. IV. 1829.
70. **Mangenot, Ch.**, Un cas d'atrésie de l'orifice génital externe chez un Helix pomatia. Bull. soc. zool. France VIII. 1883.
71. **Martens, E. v.**, Innere Zahnleisten bei jungen Exemplaren von Pupa. Mal. Bl. VI. 1860.
72. ——, Über eine Mißbildung von Planorbis. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1890.
73. ——, Durchbohrte Schalen von Landschnecken. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1903.
74. **Martens, G. von**, Über die Ordnung der Bänder an den Schalen mehrerer Landschnecken. Nova Acta Leop. XVI. 1832.
75. ——, Die Bänder der Hain- und Gartenschnecke. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg XXI. 1865.
76. **Mayer, A. G.**, On the Variation of Snails of the Genus Partula in the Valleys of Tahiti. Ann. N. Y. Acad. Sc. XIV. 1902.

77. **Mörch, O. A. L.**, Le genre Planorbis est-il dextre? Journ. de Conchyl. XI. 1863.
78. **Moquin-Tandon, A.**, Observations sur Auricula myosotis de Draparnaud. Journ. de Conchyl. II. 1851.
79. ——, Observations sur les appendices du manteau chez plusieurs Gastéropodes fluviatiles. Journ. de Conchyl. II. 1851.
80. ——, Observations sur 3 gastéropodes ovovivipares (Pupa umbilicata, marginata et Helix rupestris). Journ. de Conchyl. IV. 1853.
81. **Morelet, Arth.**, Notice sur l'animal de l'Helix euryomphala Pfeiff. Journ. de Conchyl. II. 1851.
82. ——, De la chasse aux Limaçons sous les tropiques. Journ. de Conchyl. I. 1850.
83. **Oberdorfer, R.**, Bändervarietäten, Mißbildungen usw. der Molluskengehäuse. Nchrbl. d. d. mal. Ges. X. 1878. S. 65—69.
84. **Overton, H.**, On a malformed Variety of Limnaea pereger, Müll. Journ. Malacol. IX. 1902.
85. **Pelseneer, P.**, Pulmonés à branchie. Compt. rend. CXIX. 1894.
86. ——, „Prosobranches" aériens et Pulmonés branchifères. Arch. de Biol. (Gand) XIV. 1896.
87. **Pfeffer, G.**, Die Windungsverhältnisse der Schale von Planorbis. Jahrb. Hamburg. wissensch. Anstalten. VII. 1890.
88. **Piper, G. O.**, Die organischen Mißbildungen der glatten Schneckenschale. Archiv f. Naturg. XIX. 1853. I.
89. **Piré, L.**, Notice sur le Planorbis complanatus (forme scalaire). Ann. soc. malac. Belgique VI. 1871. Vermetiforme ibid. VII. 1872. Nouvelles déformations ibid. XIV. 1879.
90. **Porro, Ch.**, Sur une Coquille univalve à deux bouches, appartenant au genre Clausilia Drap. Revue zool. 1839.
91. —, Saggio di osservazioni fatti in alcuni Gasteropodi terrestri del genere Helix Fér. onde ricondurli ad un tipo speciale e tracciare le prime linee nello studio della capacità di variazione negli individui conspeciali. Communicate alla Sez. di Zoologia etc. del terzo Congresso degli Scienziati Italiani. Firenze. Settembre 1841.
92. **Reeve, Lovell**, On the habits and geographical distribution of Bulimus, a genus of airbreathing Mollusks. Ann. nat. hist. (2) I. 1848.
93. **Reinhardt, O.**, Abnormitäten von Schneckengehäusen. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1887.
94. **Rosen, O. v.**, Zum Polymorphismus von Helix vulgaris Roßm. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1907.
95. **Saint-Simon, A. de**, Observations sur l'animal de l'Helix tristis Pfeiff. Journ. de Conchyl. II. 1851.
96. ——, Observations sur l'animal de l'Helix Raymondi Moq. Journ. de Conchyl. IV. 1852.
97. **Scharff, R.**, Notes on a hybrid Rumina decollata. Journ. of Conchol. II. 1879.
98. **Seidel, C. F.**, Über Freßspuren von Limax agrestis. Sitzgsber. Ges. Isis Dresden 1869.
99. **Simroth, H.**, Über rein weibliche Exemplare von Limax laevis. Sitzgsber. Nat. Ges. Leipzig 1883.
100. ——, Über zwei seltene Mißbildungen an Nacktschnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXII. 1905.
101. **Smith, E. A.**, Note on the Epiphragms of Thaumastus sangoae and T. bitaeniatus. Proc. Mal. Soc. London VI. 1904.
102. —, Note on the Epiphragm of Achatina immaculata Lam. Proc. Mal. Soc. London 1899.

103. **Spallanzani, Lazz.**, Risultati di experienze sopra la riproduzione della testa nella Lumache terrestri (Helix). Mem. Soc. Italiana. I. 1782.
104. ——, Mem. 2. II. 1784.
105. **Standen, R.**, Remarks on the Cause of Abnormality in Planorbis spirorbis. Journ. of Conchol. IX. 1899.
106. ——, Reversed shells in the Manchester Museum. Journ. of Conchol. XI. 1905.
107. **Step, E.**, Shell-Life: an Introduction to the British Mollusca. London, Warne, 1901.
108. **Strobel, Pellegrino**, Note sullo sviluppo delle fascie nella Helix nemoralis e pomatia. Giorn. dell' I. R. Istit. Lombardo. (N. S.) II. 1850.
109. **Thomas, Ph.**, Sur une forme ancestrale de l'Helix (Leucochroa) candidissima. Bull. soc. sc. Nancy (2) IX. 1887.
110. **Troschel, Franc. Herrm.**, De Limnaeaceis seu de Gasteropodis pulmonatis, quae nostris in aquis vivunt. Berlin 1834.
111. **Vest, W. v.**, Über den Schließapparat der Clausilien. Verh. u. Mitt. siebenbürg. Ver. Nat. Hermannstadt XVIII. 1867.
112. **Webb, W. M.**, Some Sciagraphs of Shells. Journ. Malac. London VI. 1897.
113. **Westermeier**, Wasserschnecken. Natur u. Offenbarung XV. 1869. S. 246 bis 258, 357—371.
114. **Wiegmann, F.**, Die Verdoppelung eines Auges bei einer Helix. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1905.
115. **Willem, V.**, Prosobranches aériens et Pulmoné aquatique. Bull. ac. r. Belg. Bruxelles (4) XXV. 1894.
116. **Wohnlich, W.**, Diss. de Helice pomatia et aliis huic affinibus animalibus e classe Mollusc. Gasteropodum.

B. Klassifikation. Phylogenie. Einzelne Familien, Gattungen und Arten.

(Hierher auch eine Anzahl Arbeiten unter D.)

117. **Adams, A.**, A monograph of Scarabus, a genus of air-breathing Gasteropodous Mollusca; from specimens in the Cumingian Collection. Proceed. Zool. Soc. London XVIII. 1850.
118. **Adams, C. B.**, Descriptions of new species of Partula and Achatinella. Ann. Lyc. nat. hist. New York V. 1852.
119. **Adams, H.** and **A.**, Monograph of Plecotrema, a new genus of Gasteropodous Mollusks, belonging to the family Auriculidae, from specimens in the collection of H. Cuming. Proceed. Zool. Soc. London XXI. 1853.
120. ——, Monographs of Ellobium and Melampus, two genera of pulmoniferous Mollusca. Proceed. Zool. Soc. London XXII. 1854.
121. **Albers, Joh. Christ.**, Die Heliceen, nach natürlicher Verwandtschaft systematisch geordnet.
122. ——, Diagnosen neuer Bulimus-Arten. Malac. Blätter I. 1854.
123. ——, Über die Gattung Testacellus Cuv. Zeitschr. f. Malacozool. X. 1853.
124. **Alder, Josh.**, Description of a new British Limnaea (Burnetti). Ann. of nat. hist. 2. Ser. II. 1848.
125. **Allman, Geo. Jam.**, On a new genus of terrestrial Gasteropod (Geomalacus). Report Brit. Assoc. Advanc. Sc. 13. Meet. 1843. Trans. Sect. — Ann. of nat. hist. XVII. 1846.
126. **Ancey, C. F.**, On the Genus Ashmunella, Pils. & Ckll. Journ. Malacol. 1901.
127. **Anthony, John G.**, Descriptions of new species of Ancylus and Anculosa, from the Western States of North Amer. Ann. Lyc. nat. hist. New York VI. 1855.
128. **Ashford, Ch.**, Note on Limnaea glutinosa Müller. Journ. of Conchol. II. 1879.

129. **Ashford, Ch.**, Suggestions for a serial arrangement of the variations of our banded landshells. Journ. of Conchol. III. 1880.
130. **Babor, J. F.**, Note on Ariunculus austriacus n. sp. from the Alps in Austria. Proc. malacol. Soc. London III. 1898.
131. ——, Über Aspidoporus limax Fitz. Ann. nat. Hofmus. Wien XIII. 1898.
132. **Bach, M.**, Beobachtungen über die verschiedenen Abänderungen der Helix nemoralis u. Helix hortensis L. Verhandlgn. d. naturh. Ver. d. Rheinlande I. 1854.
133. **Bartsch, P.**, Notes on the genus Sonorella, with descriptions of new species. Smithson. Collect. XLVII. 1904.
134. **Beneden, S. P. van**, Mém. sur le Limneus glutinosus. Nouv. Mém. de l'Acad. de Brux. XI. 1838.
135. **Benson, W. H.**, Sur le genre Nanina Gray. L'Institut III. No. 100. 1835.
136. —, Characters of seven new species of Helix, with amended descriptions of some species previously described and notes on others requiring remarks. Ann. nat. hist. (2) II. 1848.
137. ——, Characters of a new European Pupa (Rivierana) and of a new Australian Bulimus (Baconi). Ann. of nat. hist. 2. Ser. XIII. 1854.
138. ——, Description of Camptoceras, a new genus of the Lymnaeadae, allied to Ancylus. Calcutta Journ. Nat. Hist. III. 1843.
139. ——, Amended characters of the singular lymnaeadeous genus Camptoceras, and description of a new Ancylus (verruca), inhabitants of Northwestern India. Ann. of nat. hist. (2) XV. 1855.
140. ——, Remarks on the genera Tanystoma, Nematura and Anaulus. Ann. of nat. hist. 2. Ser. XVII. 1856.
141. ——, Description of Camptonyx, a new Indian genus of terrestrial Shells. Ann. of nat. hist. (3) I. 1858.
142. ——, Descriptions of new species of Helix, Streptaxis and Vitrina. Ann. nat. hist. (3) III. 1859.
143. **Bergh, R.**, Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morphol. Jahrb. X. 1885.
144. **Bivona, A.**, Le tre specie di Parmacella pubblicate da Philippi sono invece tre specie di Limaci. Effem. scient. e lettere di Sicilia XXVII. 1839.
145. **Bland, Th.** and **G. W. Binney**, On the relations of certain genera of terrestrial Mollusca, or related to, the Sub-family Succineidae; with notes on the lingual dentition of Succinea appendiculata Pfr. Ann. Lyc. nat. hist. New York X. 1874.
146. —— ——, On Prophysaon, a new Pulmonate Mollusk, on Ariolimax etc. Ann. Lyc. nat. hist. New York X. 1874.
147. **Blanford, H. F.**, On some undescribed species of Camptoceras . . . Journ. As. Soc. Bengal XL. 1871.
148. **Blanford, W. T.**, Notes on Ariophanta, Xestina, Nilgiria, and Euplecta, with Lists of Species. Proc. malac. Soc. London IV. 1901.
149. **Böttger, O.**, Clausilienstudien. Palaeontographica N. F. Suppl. III. 1877.
150. ——, Monographie der Clausilien-Section Albinaria v. Vest. Nov. conchol. (1) V. 1877—79.
151. ——, Systematisches Verzeichnis der lebenden Arten der Landschneckengattung Clausilia Drap. . . . Ber. Offenb. Ver. Naturk. 1878. Dazu viele zerstreute Aufsätze.
152. ——, Triptychia Sndbgr. und Serrulina Mouss. sind als Genera aufzufassen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XIV. 1882.
153. —, Notiz über eine neue Gruppe von Clausilien (Paraphaedusa) aus Celebes. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.

154. **Bourguignat, J. R. A.,** Descriptions d'Ancyles nouveaux, de la collection de M. Cuming, précédées d'une courte notice sur le genre Ancylus, et d'un catalogue complet des espèces qui le composent. Proceed. Zool. Soc. London XXI. 1853.

155. ——, Monographie de l'Ancylus Janii (Ancylus capuloides Porro). Revue et Magas. de Zool. (2) V. 1853.

156. ——, Notice sur le genre Ancylus, suivie d'un catalogue synonymique des espèces de ce genre. Journ. de Conchyl. IV. 1853.

157. ——, Supplément au genre Carychium. Revue et Magas. de Zool. (2) XI. 1859.

158. ——, Note sur les Planorbes européens voisins du corneus et du Dufouri. Revue et Magas. de Zool. (2) XI. 1859.

159. ——, Notice sur les espèces vivantes et fossiles du genre Testacella. Revue et Magas. de Zool. (2) XIII. 1861.

160. ——, Notices monographiques sur les genres Gundlachia, Poegia et Brondelia. Revue et Magas. de Zool. (2) XIV. 1862. S. 13—23.

161. ——, Monographie du genre Choanomphalus. Revue et Magas. de Zool. (2) XII. 1860.

162. **Briganti, Fr.,** Memoria su due specie di Testacei spettanti al genere Pupa. Atti del R. Istit. d'Incoraggiam. alle Sc. nat. di Napoli V. 1834.

163. **Briganti, Vinc.,** Descrizioni di due nuove specie di Elici. (2 T.) Mem. della R. Acad. de Sc. di Napoli II. 1825.

164. **Bruguière, J. G.,** Sur une nouvelle espèce de Bulime. Journ. d'hist. nat. I. 1792.

165. **Buchanan, Fr.,** An account of the Onchidium, a new genus of the class of Vermes, found in Bengal. Transact. Linn. Soc. London V. 1800.

166. **Cailliaud, Frédér.,** Des Clausilies et de leur clausilium. Journ. de Conchyl. IV. 1853.

167. ——, Notice sur le genre Clausilie.

168. **Calcara, P.,** Monografia dei generi Spirorbis e Succinea seguite da alcune nuove specie di Conchiglie siciliane. Giorn. di Scienze, Lett. ed Arti per la Sicilia. LXXVI.

169. ——, Monografie dei generi Clausilia et Bulimo coll' aggiunta di alcune specie di Conchiglie Siciliane.

170. **Charpentier, J. de,** Essai d'une classification naturelle des Clausilies. Journ. de Conchyl. III. 1852.

171. **Chiaje, St. delle,** Descrizione zoologica-notomica dell' Onchidio Partenopeo. Mem. soc. Italian. XXIII. 1844. Fisica.

172. **Clark, W.,** On Ancylus oblongus and Ancylus fluviatilis. Ann. of nat. hist. 2. Ser. XV. 1855.

173. **Clessin, S.,** Die Gruppe Fruticicola Held des Genus Helix. Jahrb. d. d. mal. Ges. I. 1874.

174. ——, Zur Kenntnis der Gattung Helicophanta Drap. (Daudebardia). Nchrbl. d. d. mal. Ges. II. 1870. Dazu Mal. Bl. XIX. 1872; XXV. 1878.

175. **Cockerell, T. D. A.,** Limax coccineus Gistel. Nautilus XIII. 1900.

176. ——, A Check-list of the slugs. With appendix and notes by W. E. Collinge. The Conchologist II. 1893.

177. **Collinge, W. E.,** Some Observations on certain Species of Arion. Journ. Malac. London VI. 1897.

178. ——, Some remarks on the genera Damayantia Issel, Collingea Simr. and Isselentia Cllge. Proc. Mal. Soc. London VI. 1904.

179. ——, Notes on slugs and slug-like Molluscs. Journ. of malacol. XI. 1904.

180. **Cooper, D.,** On Succinea amphibia Drap. and its varieties. Charlesworth's Magas. Nat. Hist. N. Ser. II. 1838.

181. **Cooper, J. G.,** Note on Gadinia and Rowellia. Am. Journ. of Conchol. VI. 1875.
182. **Crosse, H.,** Notice sur les Bulimes de la Nouvelle-Calédonie et description de deux espèces nouvelles. (1 T.) Revue et Magas. de Zool. (2) VII. 1855.
183. ——, Monographie du genre Rhodea. Journ. de Conchyl. XXIV. 1876.
184. ——, Note sur le Parmacella Valenciennesi, suivie d'un Catalogue des espèces du genre actuellement connues. Journ. de Conchyl. XXVIII. 1880.
185. ——, Note complémentaire sur le genre Guesteria, suivie d'un catalogue des espèces actuellement connues. Journ. de Conchyl. XXXV. 1888.
186. —— et **P. Fischer,** Note sur le nouveau genre Xanthonyx etc. Journ. de Conchyl. XV. 1867.
187. —— ——, Note sur le genre Holospira Martens et sur la distribution géographique des espèces dont il se compose. Journ. de Conchyl. (3) XXXII. 1893.
188. **Cox, J.,** On the nomenclature and distribution of the genus Pythia. Proc. Lim. soc. N. S. Wales VI. 1882.
189. **Dall, W. H.,** On the genus Pompholyx and its allies with a revision of the Limnaeidae of authors. Ann. Lyc. nat. hist. New York IX. 1870.
190. ——, Note on Gadinia. Am. Journ. of Conchol. VII. 1872.
191. ——, Gundlachia and Ancylus. Nautilus XVII. 1904.
192. **D'Aubenton, L. J. M.,** Distribution méthodique des coquillages et description particulière d'une espèce de buccin ou de limaçon terrestre. Hist. Acad. Scienc. Paris. 1743.
193. **Deshayes, G. P.,** Succinea rubescens Desh. Magas. de Zool. 1. Année. 1831. Moll. 4.
194. ——, Limnaea Lessoni Desh. Magas. de Zool. 1. Année. 1831. Moll. 16.
195. **Desmarets, A. G.,** Notes sur les Ancyles ou Patelles d'eau douce et particulièrement sur deux espèces non encore décrites. Bull. Scienc. Soc. Philom. 1814.
196. **Des Moulins, Ch.,** Descriptions d'une nouvelle espèce vivante de Pupa de Périgord (P. pagodula). Actes Soc. Linn. Bordeaux IV. 1830.
197. **Drouet, H.,** Sur l'Helix aculeata. Exercice monographique. Ann. soc. Linn. Dép. Maine et Loire III. 1859.
198. **Dunker, W.,** Limnaeacea nova collectionis Cumingianae. Proceed. Zool. Soc. London XXI. 1853.
199. **Eichwald, E.,** Succinea balthica n. sp. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou XXII. 1849. I.
200. **Faure-Biguet,** Sur une nouvelle espèce de Testacella. Bull. des scienc. Soc. Philom. III., an 10.
201. **Fischer, P.,** Du Genre Krynickia. Journ. de Conchyl. V. 1856.
202. ——, Monographie des Daudebardia. Journ. de Conchyl. V. 1856.
203. ——, Note sur le Vitrina Maravignae. Journ. de Conchyl. V. 1856.
204. ——, Des genres Camptonyx et Valenciennesia. Journ. de Conchyl. VII. 1858.
205. ——, Revision des espèces du genre Vaginula Fér. Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. VII. 1871.
206. ——, Observation sur l'Auricula denticulata. Journ. de Conchyl. XXVI. 1878.
207. ——, Des genres Macrocyclis Beck. et Selenites Fischer. Journ. de Conchyl. XXVII. 1879.
208. —— et **Hupé,** Description de deux espèces nouvelles du genre Anostoma Fischer. Journ. de Conchyl. V. (2. Sér. I.) 1857.
209. **Fischer v. Waldheim, Gotthelf,** Chilonopsis novum genus testarum e familia Helicum icone et descriptione illustratum. Bull. Soc. Imp. natur. Moscou XXI. 1848.

210. **Frauenfeld, G.**, Blaue Limax aus Mähren. Verhdlgn. des zool.-bot. Ver. Wien. I. 1852.
211. ——, Die Gattung Carychium. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Math.-nat. Kl. XIX. 1856.
212. **Fulton, H. C.**, A List of the Species of Amphidromus Albers with critical Notes and Descriptions of some hitherto undescribed Species and Varieties. Ann. of Nat. Hist. (6) XVII. 1896.
213. ——, A critical list of the Sphaerospira section of Thersites. Journ. of Malac. XI. 1904.
214. ——, Descriptions of new species of Papuina, Planispira (Cristigibba), Strophocheilus (Borus) and Drymaeus. Journ. of Malac. XII. 1905.
215. **Furtado, Fr. d'Arruda**, On Visquesnelia atlantica Mor. et Drouet. Ann. nat. hist. (5) VII. 1881.
216. ——, Visquesnelia atlantica. Jorn. sc. math. phys. nat. Lisboa XXXII. 1882.
217. **Gassies, J. B.**, Descriptions des Coquilles univalves, terrestres et d'eau douce, envoyées à la Société Linnéenne de Bordeaux par Mayran.
218. —— et **P. Fischer**, Monographie du genre Testacelle. Bordeaux, Lafargue. 1857.
219. —— ——, Monographie du genre Testacelle. Act. soc. linn. Bordeaux XXI. 1858.
220. **Gibbons, J. S.**, Alliance of the Genera Streptaxis and Ennea. Quart. journ. of Conch. I. 1874—78.
221. **Girard, A. A.**, Sur le „Thyrophorella thomensis Greeff" Gastéropode terrestre muni d'un faux opercule à charnière. Jorn. Sc. math. phys. nat. Acad. R. Lisboa (2) IV. 1896.
222. **Godwin-Austen, H. H.**, Notes and drawings of the animals of various Indian landmollusca. Journ. as. soc. Bengalen IL. 1880.
223. **Gould, A. A.**, Two new species of Pupa (servilis and lyrata). Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. I. 1844.
224. ——, New species of Succinea of the U. S. Explor. Exped. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. II. 1847.
225. ——, New species of Partula, Pupa and Balea of the U. S. Explor. Exped. Proceed. Boston. Zool. Soc. Nat. Hist. II. 1847.
226. ——, New species of Vitrina of the U. S. Explor. Exped. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. II. 1847.
227. ——, Limnaea lanceata n. s. Proceed. Boston. Zool. Soc. Nat. Hist. III. 1848.
228. **Gray, J. Edw.**, On the natural arrangement of the pulmonobranchous Mollusca. Ann. philos. VIII. 1824.
229. ——, Characters of a new genus of Mollusca (Nanina). Proceed. Zool. Soc. London II. 1834.
230. ——, On the „freshwater Carriers" or Thelidomus of Mr. Swainson. Ann. of nat. hist. V. 1840.
231. ——, Descriptions of two new genera (Pfeifferia and Janella) of Land Mollusca. Proceed. Zool. Soc. London XXI. 1853.
232. ——, On the genera Camptonyx and Tanysiphon of Benson. Ann. of nat. hist. (3) II. 1858.
233. ——, On Urocyclus, a new genus of terrestrial gasteropodous Mollusca from Africa. Proc. zool. soc. London 1864.
234. ——, Note on Pompholyx Lea, a new family of fluviatile Mollusca. Ann. nat. hist. (4) II. 1868.
235. ——, On Othelosoma, a new genus of African slugs. Ann. nat. hist. (4) III. 1869.
236. **Gude, G. R.**, Critical remarks on certain forms of Chloritis etc. Proc. mal. soc. London VII. 1906. (2 Artikel.)

237. **Guilding, L.,** Description of a new species of Onchidium (O. occidentale). Transact. Linn. Soc. London XIV. 1825.
238. ——, The amended generic characters of Bulimus and Succinea. Zoolog. Journ. II. 1826.
239. **Guillon, E. Le,** Descriptions de nouvelles espèces d'Hélices. Revue zool. 1842 u. 1845.
240. **Gulick, J. T.,** Beschreibung v. 73 neuen Achatinellen. Malacozool. Blätter V. 1858.
241. **Hartmann, W. D.,** Observations of the species of Partula Fér. with a bibliographic Catalogue. Bull. mus. comp. Zool. IX. 1882.
242. ——, Descriptions of new species of Partula and a synonymic Catalogue of the genus. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1885.
243. ——, Catalogue of the genus Partula. Nautilus VI. 1892.
244. **Hedley, Ch.,** On Parmella Etheridgei Brazier. Rec. Austr. Mus. I. 1891.
245. ——, On the structure and affinities of Panda atomata Gray. Rec. Austr. Mus. II. 1892.
246. ——, Observations on the Charopidae. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) VII. 1892.
247. ——, On Parmacochlea Fischeri Smith. Macleay Memorial 1893.
248. ——, Schizoglossa, a new genus of carnivorous snails. Proc. linn. soc. N. S. Wales (2) VII. 1894.
249. **Hesse, P.,** Die Genera Helicella Fér. und Buliminus Ehrbg. Eine phylogenetische Betrachtung. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVII. 1905.
250. **Heynemann, D. F.,** Über Amalia marginata. Mal. Bl. VIII. 1862.
251. ——, Über Geomalacus. Mal. Bl. XXI. 1873.
252. ——, Über Chlamydophorus Binney. Jahrb. d. d. mal. Ges. XII. 1885.
253. ——, Über Vaginula-Arten im British Museum. Jahrb. d. d. mal. Ges. XII. 1885.
254. **Hoffmann, J. Fr.,** De Concha sphaerica fluviatili, alata, ex badio et nigro colore variegata (Limnaea auricularis). Acta Acad. Mogunt. II. 1761.
255. **Jhering, H. v.,** Die Gattung Hyalina. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXIV. 1892.
256. ——, On the name Pilsbryella von Jhering. Proc. mal. soc. London VII. 1906.
257. **Jickeli, K.,** Zur Synonymie der Arten der Gattung Plecotrema H. u. A. Adams. Nchrbl. d. d. mal. Ges. IV. 1874.
258. ——, Beobachtung über den Wert der Mündungsfalten für die Erkennung der Arten von Melampus Montfort. Nchrbl. d. d. mal. Ges. IV. 1872.
259. **Jonas, J. H.,** Description of new species of Helix and Bulimus. Proceed. Zool. Soc. London X. 1842.
260. **Kaleniczenko, J.,** Description d'un nouveau genre de Limaces de la Russie méridionale (Krynickillus). Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou XXIV. 1851. I.
261. **Kobelt, W.,** Die Gattung Leucochroa. Nchrbl. d. d. mal. Ges. VII. 1875.
262. ——, Diagnosen neuer Murella-Arten. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1905.
263. ——, Landmollusken. Ergänzungen und Berichtigungen zu Bd. III. Sempers Reisen im Archipel der Philippinen. Wiss. Res. VIII. 1904. X. 1905 (mit G. Winter).
264. —— und **O. v. Möllendorff,** Über die Familie der Buliminiden. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1903.
265. **Krynicki, Joh.,** Novae species aut minus cognitae e Chondri, Bulimi, Peristomae Helicisque generibus. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou VI. 1832.
266. **Lamarck,** Sur l'Amphibulina n. g. Ann. du Mus. VI. 1805.
267. **Lea, Js.,** Descriptions of 19 new species of Colimacea. Proceed. Amer. Phil. Soc. I. 1840.
268. **Lesson, R. P.,** Note sur deux Onchidies nouvelles (Onchidium ater et ferrugineum). Féruss. Bull. Sc. nat. XXV. 1831.

269. **Lewis, J.**, On Limnaea catoscopium. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. V. 1854.
270. —, On Physa, Cyclas, Limnaea. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. V. 1855.
271. **Locard, A.**, Monographie des genres Bulimus et Chrondrus. Lyon 1881.
272. **Lucas, F. C.**, On the occurrence in the Island of Guernsey of a species of Testacellus with notes on other species of that genus. London's Magas. Nat. Hist. VII. 1834.
273. **Malm, A. W.**, Om Arionider och Limacinider i Zoologiska Riksmuseum. Öfv. K. Vet. Akad. Förh. XXXIII. 1876.
274. **Martens, E. von**, Notiz über Succinea Bernardi. Malacozool. Blätter VI. 1859.
275. —, Vitrina annularis Venetz. Nchrbl. d. d. mal. Ges. III. 1871.
276. , Die Bulimus-Arten aus der Gruppe Borus. Novitat. conchologicae (1) V. 1877—79.
277. , Die Gattung Cylindrus. Arch. f. Naturgesch. LXI. 1895.
278. **Menke, K. Th.**, Kritische Bemerkungen über diejenigen Helices, welche Linné aus den Staaten der Berberei abstammend erhalten. Zeitschr. f. Malacozool. I. 1844. II. 1845.
279. **Michelin, H.**, Limnaeus rubiginosus Mich. Magas. de Zool. 1. Année 1831. Moll. 22.
280. **Möllendorff, O. v.**, Die Gruppeneinteilung von Cochlostyla. Jahrb. d. d. mal. Ges. XII. 1885.
281. , Über Trochonanina und Dendrotrochus. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXIX. 1897.
282. , Cochlostyla-Studien. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXIX. 1897.
283. , Neue Landschnecken, mitgeteilt von Herrn H. Rolle. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.
284. , Mariaella Gray. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.
285. **Mörch, O. A. L.**, Quelques mots sur un arrangement des Mollusques pulmonés terrestres (Géophiles Fér.) basé sur le système nerveux. Journ. de Conchyl. XIII. 1865.
286. **Moquin-Tandon, A.**, Notice sur le genre Parmacella Cuv. Journ. de Conchyl. II. 1851.
287. , Observations sur plusieures fausses Glandines. Journ. de Conchyl. IV. 1853.
288. , Remarques critiques sur le genre Bulimus. Revue et Magas de Zool. (2) VII. 1855.
289. **Morelet, Arth.**, Discussion du genre Glandina Schumacher. Journ. de Conchyl. III. 1852.
290. , Notice sur quelques Hélices recueillies dans le Maroc par M. Coquand. Journ. de Conchyl. IV. 1853.
291. , Des genres Erinna, Lithotis et Lantzia. Journ. de Conchyl. XXIII. 1875. S. 280—281.
292. **Müller, O. F.**, Om Sliimhornet (Limneus glutinosus). K. Danske Selsk. Skrift. D. 12. 1779.
293. , Geschichte der Perlen-Blasen (Physa fontinalis) Bulimus perla, Planorbis bulla. Der Naturforscher. St. 15. 1781.
294. **Nelson, W.**, Limnaea peregra. Internat. Journ. Micr. nat. Sc. (3) VI. 1896.
295. **Newcomb, W.**, Descriptions of 79 new species of Achatinella Swains., a genus of pulmoniferous mollusks, in the collection of H. Cuming. Proc. Zool. Soc. London XXI. 1853.
296. , Abstract of descriptions of some animals of Achatinella, and other remarks. Proc. Zool. Soc. London XXII. 1854.
297. , Five new species of Achatinella. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. V. 1855.

298. **Newcomb, W.**, Descriptions of new species of Achatinella from Sandwich Island. Ann. Lyc. nat. hist. New York VI. 1855.
299. **Nyst, M. H.**, Notice sur deux Coquilles Colombiennes du genre Bulimus. Bruxelles.
300. ——, Notice sur quelques Bulimes nouveaux et sur deux Coquilles nouvelles du genre Crassatelle.
301. ——, Pupa decollata. Bull. de l'Acad. de Brux. 8. 1. 1841.
302. ——, Notice sur quelques Bulimes nouveaux ou peu connus. Bull. de l'Acad. de Brux. 12. 2. 1845.
303. **Pease, H.**, On the Classification of the Helicterinae. Proc. Zool. Soc. London 1869.
304. **Petit de la Saussaye, S.**, Descriptions de quelques Hélices nouvelles. Revue Zool. 1841.
305. ——, Description d'une coquille appartenant à la famille des Bulimes, genre Macroceramus Guild. Journ. de Conchyl. I. 1850.
306. ——, Note sur quelques Gastéropodes terrestres regardés comme carnassiers. Journ. de Conchyl. III. 1852.
307. ——, Note sur le genre Latia de Gray. Journ. de Conchyl. III. 1852.
308. ——, Note sur une Coquille, ayant en même temps l'apparence d'une Hélice et d'une Lymnée. Journ. de Conchyl. IV. 1853.
309. **Pfeffer, G.**, Beiträge zur Naturgeschichte der Schnecken. I. Die Naniniden. Jahrb. d. d. mal. Ges. V. 1878. S. 251—276.
310. **Pfeiffer, L.**, Über Bulimus perversus L. und die Gruppe der mit ihm zunächst verwandten Arten. Zeitschr. für Malacozool. VI.
311. ——, Monographia Auriculaceorum viventium. Sistens descriptiones systematicas et criticas omnium hujus familiae generum et specierum hodie cognitarum, nec non fossilium enumeratione. Accedente Proserpinarum nec non generis Truncatellae historia.
312. ——, Monographia Heliceorum viventium. Sistens descriptiones systematicas et criticas omnium hujus familiae generum et specierum hodie cognitarum.
313. ——, Symbolae ad historiam Heliceorum (Sect. I.): Aphorismi de distributione familiae. — Helicea collectionis Pfeifferianae. — Diagnoses 71 specierum. — Synonymia generis Helicis. — Synonymia generis Bulimi. — Cassellis 1841. Dazu Sect. II. und III.
314. ——, Kritische Bemerkungen über einige Gruppen der Heliceen. Zeitschr. f. Malacozool. I. 1844.
315. ——, Übersicht d. mit inneren Lamellen versehenen Helix-Arten. Zeitschr. f. Malacozool. II. 1845.
316. ——, Remarks on the genus Achatinella Sw. and descriptions of 6 new sp. Proceed. Zool. Soc. London XIII. 1845. — Ann. of. nat. hist. XVII. 1846.
317. ——, New species of Helix. Proceed. Zool. Soc. London X. 1842. XIII. 1845. — Ann. nat. hist. XI. 1843. XII. 1843. XVI. 1845. XVII. 1846.
318. ——, Methodische Anordnung der bekannten Arten von Achatina (nebst Glandina). Zeitschr. f. Malacozool. III. 1846.
319. ——, Methodische Anordnung der bekannten Bulimus-Arten. Zeitschr. f. Malacozool. III. 1846.
320. ——, Descriptions of 38 new species of Landshells, in the collection of H. Cuming. Proceed. Zool. Soc. London XIV. 1846.
321. ——, Methodische Anordnung der bekannten Arten von Pupa. Zeitschr. f. Malacozool. IV. 1847.
322. ——, Diagnosen neuer von Frivaldsky gesammelter Landschnecken. Zeitschrift f. Malacozool. IV. 1847. V. 1848.
323. ——, Descriptions of 30 new species of Tornatellina, Cylindrella and Clausilia, from the collection of H. Cuming. Proceed. Zool. Soc. London XVII. 1849.

324. **Pfeiffer, L.**, Descriptions of new species of Vitrina, from the collection of H. Cuming. Proceed. Zool. Soc. London XVI. 1848. XVII. 1849.
325. ——, Descriptions of new Landshells from the collection of H. Cuming. Proceed. Zool. Soc. London XIX. 1851. Ann. of nat. hist. 2. Ser. XII. 1853.
326. ——, Bemerkungen über Gundlachia, Latia u. Ancylus. Zeitschr. f. Malacozool. IX. 1852.
327. ——, Übersicht d. gegenwärtigen Zustandes d. Heliceenkunde. Zeitschr. f. Malacozool. IX. 1852.
328. ——, Über die verschiedenen zur Gruppe der Helix polymorpha Lowe gehörigen Arten u. Formen. Zeitschr. f. Malacozool. IX. 1852.
329. ——, Studien z. Geschichte der Auriculaceen. Zeitschr. f. Malacozool. X. 1853.
330. ——, Neue Pythia-Arten. Zeitschr. f. Malacozool. X. 1853.
331. ——, Über Pythia scarabaeus L. u. Petiveriana Fér. Zeitschr. f. Malacozool. X. 1853.
332. ——, Zur Gattung Amphipeplea. Malacozool. Blätter I. 1854.
333. ——, Über die zur Gruppe Lagda gehörigen westindisch. Helixarten. Malacozool. Blätter I. 1854.
334. ——, Descriptions of six new species of Auriculacea, from the collection of H. Cuming. Proceed. Zool. Soc. London XXII. 1854.
335. ——, Neue Auriculaceen. Malacozool. Blätter I. 1854.
336. ——, Descriptions of 23 new species of Achatinella, collected by Mr. D. Frick in the Sandwich Islands, from Mr. Cuming's collection. Proceed. Zool. Soc. London XXIII. 1855.
337. ——, Descriptions of 27 new species of Achatinella, from the collection of H. Cuming, collected by Newcomb, and by D. Frick, late Consul General of France at the Sandwich Islands. Proceed. Zool. Soc. London XXIII. 1855.
338. ——, Drei neue Auriculaceen. Malacozool. Blätter II. 1856.
339. ——, Versuch einer Anordnung der Heliceen nach natürlichen Gruppen. Malacozool. Blätter II. 1856.
340. ——, Weitere Beobacht. über d. Gattung Achatinella. Malacozool. Blätter II. 1856.
341. ——, Über die Gattung Ennea H. et A. Adams. Malacozool. Blätter II. 1856.
342. ——, Descriptions of two new species of Melampus. Proceed. Zool. Soc. London XXIV. 1856.
343. ——, Descriptions of new species of Helicea, belonging to the collection of H. Cuming. Proceed. Zool. Soc. London XIV. 1846. XV. 1847. XVI. 1848. XVII. 1849. XIX. 1851. XXI. 1853. XXII. 1854. XXIII. 1855. XXIV. 1856.
344. ——, Über die in Goulds Expedition-Shells beschriebenen u. abgebildeten Landschnecken. Malacozool. Blätter IV. 1857.
345. —— , Über die neuesten Systeme der ungedeckelten Landschnecken. Malacozool. Blätter III. 1857.
346. —— Diagnosen neuer Landschnecken. Zeitschr. f. Malacozool. IV. 1847. Malacozool. Blätter III. 1857. IV. 1857.
347. ——, Nachträge zur Monographia Heliceorum viventium. Zeitschr. f. Malacozool. V. 1848. VI. 1849. — Malacozool. Blätter VI. 1859.
348. —— , Über die bisher zur Gattung Carychium gezählten Molluskenarten. Malacozool. Blätter VIII. 1862.
349. — — , Beschreibungen neuer Arten in verschiedenen Aufsätzen. Malacozool. Blätter VII. 1861. IX. 1862. XII. 1865. — Proceed. Zool. Soc. London 1859—1865. — Journ. de Conchyl. X. 1862.
350. —— , Skizze einer Monographie der Gattung Achatinella. Malacozool. Blätter I. 1854.
351. —— , Bemerkungen zur Monographia Heliceorum. Malacozool. Blätter 1868—76.
352. ——, Nomenclator Heliceorum viventium. Opus posthumum. Kassel 1881.

353. **Pilsbry, H. A.,** A new Pupoid type of Helicidae. Ann. nat. hist. (6) XVI. 1895.
354. ——, The Aulacopoda: a primary division of the Monotremate Land Pulmonata Nautilus X. 1896.
355. ——, On the generic position of Bulimus galericulum, Mouss. Nautilus X. 1897.
356. ——, Metostracon, a New Slug-like Genus of Dart-bearing Helicidae. Proc. malacol. Soc. London IV. 1900.
357. ——, On the Zoological Position of Partula and Achatinella. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia 1900. 1901.
358. ——, The Nomenclature of European Helices. Ann. mag. nat. hist. (7) VIII. 1901.
359. ——, Notes on Moellendorffia and Stegodera. Nautilus XIX. 1905.
360. **Plate, L.,** Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Schnecken der Bahama-Inseln. Arch. f. Rassen- und Ges.-Biol. IV. 1907.
361. ——, Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas. Verhdlgn. d. d. zool. Ges. 1906.
362. **Pollonera, C.,** Monografia del genere Vitrina. Atti acc. sc. Torino XXIV. 1884.
363. —, Sulle forme del grupo della Campylaea cingulata Studer. Boll. soc. mal. ital. XV. 1891.
364. —, Studi sulle Xerophile. Boll. soc. mal. ital. XVIII. 1893.
365. ——, Note malacologiche. Boll. Mus. Zool. XX. 1905.
366. **Porro, Carlo,** Drepanostoma nautiliformis n. g. et sp. Guérin, Magas. de Zool. VI. 1836.
367. ——, Studii su salune variazioni offerte da Molluschi fluviatili e terrestri a conchiglia univalve. Mem. Accad. Torino. 2. Ser. I. 1839.
368. —, Essai d'un arrangement de plusieurs Mollusques du genre Helix Fér. selon les lois de leurs variations spécifiques. Revue zool. 1842.
369. ——, Quadro analitico e comparativo delle variazione d'ordine seriale del tipo della Helix vermiculata. Atti della 4th. Rinn. degli Scienz. Ital. 1842.
370. **Rang, A.,** Succinea depressa n. sp. Guérin, Magas. de Zool. V. 1835. Cl. V.
371. **Récluz, C. A.,** Vitrina sigaretina n. sp. Revue zool. 1841.
372. ——, Pupa Jehennei Récl. Magas. de Zool. 1843. Moll.
373. **Reeve, L.,** On the genus Scarabus, a small group of Pulmobranchiate Mollusks of the family Auriculacaea. — Ann. of nat. hist. IX. 1842.
374. ——, Four new species of Achatina. Proceed. Zool. Soc. London X. 1842. — Ann. of nat. hist. XI. 1843.
375. —, On a new species of Limnaea from Thibet (L. Hookeri). Proceed. Zool. Soc. London XVIII. 1850.
376. ——, Description of sixteen new species of Bulimus, in the collection of H. Cuming, discovered by Mr. William Lobb in the Andes of Peru. Proceed. Zool. Soc. London XVII. 1849. — Ann. of nat. hist. (2). VI. 1850.
377. **Regelsberger, G.,** Déformations remarquables de Physa acuta observées à Rochefort-sur-Mer. Act. soc. linn. Bordeaux XXXIX. 1887.
378. **Reibisch, Theod.,** Über die Varietäten der Helix nemoralis u. Helix hortensis Müll. Allg. deutsche naturh. Zeit. N. F. I. 1855.
379. **Reynell, A.,** On Burtoa nilotica and its relationship to Achatina. Proc. Mal. Soc. London VII. 1906.
380. **Roßmäßler, E. A.,** Versuch einer kritischen Revision der europäischen Clausilien. Zeitschr. f. Malacozool. III. 1846.
381. — —, Natürliche Folgenreihe von Balea glorifica bis Clausilia plumbea. Malacozool. Blätter III. 1857.
382. **Rowell, J.,** Description of a new Californian Mollusc. Proc. Cal. Ac. Sc. III. 1863.
383. **Schmidt, Ad.,** Die kritischen Gruppen der europäischen Clausilien.
384. —, Über d. Artenunterschied v. Helix nemoralis u. Helix hortensis mit besonderer Berücksichtigung ihrer Liebespfeile. Zeitschr. f. Malacozool. VI. 1849.

385. **Schmidt, Ad.**, Über eine bei Aschersleben vorkommende Pupa (Ascaniensis). Zeitschr. f. Malacozool. VI. 1849.
386. ——, Bemerkungen über Pupa bigranata Roßm. u. P. Ascaniensis. Zeitschr. f. Malacozool. VIII. 1850.
387. ——, Über den Wert der Oberkiefer und der Pfeile für die systematische Anordnung der Helices. Zeitschr. f. Malakozool. IX. 1852.
388. ——, Über die Baleen und baleaartigen Clausilien Siebenbürgens. Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. VIII. 1856.
389. **Seibert, H.**, Zur Kenntnis der Vitrina brevis Fér. Nchrbl. d. d. mal. Ges. V. 1873.
390. ——, Zur Kenntnis unserer Nacktschnecken. Mal. Bl. XXI. 1873. Dazu Nchrbl. d. d. mal. Ges. IV. 1872 und V. 1873.
391. **Semper, C.**, Die systematische Stellung von Pfeifferia. Nchrbl. d. d. mal. Ges. X. 1878.
392. **Shuttleworth**, Kritische Beleuchtung der zur Gruppe Sagda Beck, Arbers, gehörenden westindischen Heliceen. Mitteilungen d. naturf. Ges. in Bern. 1853.
393. **Simroth, H.**, Über einige Raublungenschnecken des Kaukasus. Festschrift f. Leuckart. 1892.
394. ——, Hesperarion, eine neue amerikanische Nacktschneckengattung. Mal. Bl. N. F. XI. 1892.
395. ——, Über die Raublungenschnecken. Nat. Wochenschr. XVII. 1901.
396. ——, Über die wahrscheinliche Herleitung der Gattungen Monochroma und Paralimax. Annuaire Mus. St.-Pétersb. VII. 1903.
397. **Smith, E. A.**, Notes on the genus Chilina with a list of the known species. Proceed. Zool. Soc. London 1881.
398. **Sowerby, G. B.**, Descriptions of new Species of the family of Helicidae from the Philippine Islands. Proceed. Zool. Soc. London VIII. 1840. IX. 1841. — Ann. of nat. hist. VII. 1841. VIII. 1842.
399. **Spix, Joh.**, Über eine neue Landschneckengattung (Scutelligera ammerlandia), in Ammerland am Starnberger See gefunden. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. zu München. 1823. IX. Math.-phys. Kl.
400. **Sterki, V.**, Arion fallax n. sp. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XIV. 1882.
401. ——, Observations on Vallonia. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1893.
402. ——, The systematic position of Sphyradium („Pupa") edentulum, Drap. Nautilus X. 1896.
403. ——, New Species of Bifidaria. Nautilus XII. 1898.
404. ——, Bifidaria ashmuni, a new Species of Pupidae. Nautilus XII. 1898.
405. ——, New Pupidae. Nautilus XII. 1899.
406. **Sturany, R.**, Über eine neue Höhlenschnecke. Verh. zool.-botan. Ges. Wien LI. 1901.
407. ——, Eine neue Höhlenschnecke. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIV. 1902.
408. ——, Über einige von Herrn G. Paganetti-Hummler entdeckte Höhlenschnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1904.
409. ——, Kurze Diagnosen neuer Gastropoden. Anz. Ak. Wiss. Wien XLI. 1904.
410. **Suter, H.**, Preliminary notes on the relation between the Helicidae of New Zealand, Tasmania and South Africa. Ann. nat. hist. (6) XIII. 1894.
411. ——, Malacological Communications from New Zealand. Journ. of malac. VII. 1899.
412. ——, On a new genus and species of the Family Phenacohelicidae. Journ. of malac. X. 1903.
413. **Swainson, Will.**, The Characters of Achatinella, a new group of terrestrial shells. Quart. Journ. Science, Liter., Arts R. Instit. N. Ser. Jan.-March 1828.
414. **Tapparone-Canefri, C.**, Description d'un nouveau genre de Mollosque terrestre provenant de la Nouvelle-Calédonie (Perrieria). Journ. de Conchyl. XXVI. 1878.

415. **Terver,** Observations sur la classification du genre Helix et sur la Monographia Heliceorum viv. du Dr. Pfeiffer. Ann. Sc. phys. et nat. Soc. d'agric. Lyon (2) V. 1853.
416. **Thompson, Will.,** Description of Limneus involutus Harvey. M. S. Ann. of nat. hist. V. 1840.
417. **Troschel, F. H.,** Über die Gattung Amphipeplea Nilss. Archiv f. Naturg. V. 1839. I.
418. ——, Zur Gattung Scarabus Montf. Archiv f. Naturg. IV. 1838. I.
419. **Voith, J. von,** Zur Ermittelung der spezifischen Unterschiede zw. Helix nemoralis u. Helix hortensis. Zeitschr. f. Malacozool. II. 1845.
420. —, Zur Naturgesch. der Gattung Clausilia. Mit Anmerkungen von E. Th. Menke. Zeitschr. für Malacozool. III. 1846.
421. **Wagner, A.,** Bemerkungen zum Genus Daudebardia Hartmann. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
422. **Walch, J. E. F.,** Beschreibung der weißen nackten Schnecke (Limax albus) mit dem gelben Saum. Der Naturforscher. St. 4. 1774.
423. **Walmstedt, E.,** Om slägtet Clausilia och dess i Sverige förekommande Arter, med adledning af en för Sveriges molluskfauna ny art of detta Slegte (C. plicata). Öfvers. K. Vet. Akad. Förhandlgr. Stockholm 1855.
424. **Webb, Ph. Bark.** et **S. Berthelot,** Sur le genre Cryptella et description d'une nouvelle espèce (C. canariensis). Guérin, Magas. de Zool. V. 1835.
425. **Webb, Ph.** et **P. J. van Beneden,** Notice sur les Mollusques du genre Parmacella Cuv. et description d'une nouvelle espèce de ce genre. Guérin, Magas. de Zool. VI. 1836.
426. **Wiegmann, F.,** Die Genera Helicella Fér. and Buliminus Ehrbg. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1905.

C. Biologie.

(Hierzu manche Arbeiten unter A, B, D und F.)

427. **Adams, L. E.,** Observations on the Pairing of Limax maximus L. Journ. of Conch. IX. 1898.
428. ——, Sense of smell in Limax maximus. Journ. of Conch. IX. 1898.
429. **Andrè, E.,** Note sur une Limnée de la faune profonde du lac Léman. Journ. Malacol. VIII. 1901.
430. **Arndt, C.,** Entwicklung des Pfeils bei Helix nemoralis. Arch. Ver. Fr. Naturgesch. Mecklenburg. XXXII. 1879.
431. ——, Über Vererbung der Bindenvarietäten bei Helix nemoralis L. Ibid. XXIX. 1875.
432. **Aucapitaine, Henri,** Note sur l'habitat des espèces du genre Auricula Lam. Revue et Magas. de Zool. (2) IV. 1852.
433. — , Suspension de la vie chez l'Helix lactea (Müller) du Sahara algérien. Bull. soc. climatol. algér. II. 1865.
434. **Baer, K. E. von,** Selbstbefruchtung an einer hermaphroditischen Schnecke (Limnaeus auricularis). Müllers Arch. f. Anat. 1835.
435. **Baker, Frank C.,** Mollusks in Grass. Nautilus XIV. 1900.
436. **Ballerstedt, M.,** Eine spinnende Schnecke. Nat. Wochenschr. XVII. 1902.
437. **Barnacle, H. Gl.,** Musical sounds caused bei Achatinella. Journ. of Conchol. IV. 1883.
438. **Baudelot, E.,** Expériences sur les reproductions de diverses variétés d'Helix nemoralis. Bull. soc. sc. nat. Strassbourg II. 1869.
439. **Benson,** Über eine schnell kriechende Schnecke (Nanina). Fror. Not. XXXXIII. No. 932. 1835.

440. **Blair, Th.,** A short notice of the habits of Testacellus scutulum. London's Magas. Nat. Hist. VI. 1833.
441. **Boch-Buschmann,** Observations sur l'accouplement des Limaces. Soc. de Scienc. natur. Luxembg. I. 1853.
442. —, ibid. II. 1854.
443. **Böttger, O.,** Neues über die Gattung Daudebardia. Jahrb. d. d. mal. Ges. VIII. 1880.
444. ——, Nochmals über Trockenzeitanpassung eines Ancylus von Südamerika. Zool. Anz. XXVII. 1904.
445. **Booth, W. B.,** Notice of the habits of Bulimus haemastomus. Zoolog. Journ. V. 1829—1830.
446. **Bouchard,** Ponte de l'Ancylus fluviatilis Drap. Actes soc. linn. Bordeaux. V. 1892.
447. **Bouchard-Chanteraux,** Observations sur les Hélices saxicaves du Boulonnais. Ann. sc. nat. (4) Zool. XVI. 1861.
448. **Braun M.,** Zur Frage der Selbstbefruchtung bei den Zwitterschnecken. Humboldt VIII. 1889.
449. **Brenner, W.,** Spinnende Schnecken. Naturw. Wochenschr. XVII. 1902.
450. **Bretonnière J.,** Perforation de roches calcaires par des escargots. Compt. rend. CVII. 1889.
451. **Brockmeier, H.,** Beiträge zur Biologie unserer Süßwassermollusken. Mit 7 Fig. Forschgsber. biol. Stat. Plön IV. 1896.
452. ——, Beiträge zur Biologie unserer Süßwassermollusken. Forschgsber. biol. Stat. Plön IV. 1896. — Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXVIII. 1896.
453. ——, Die höheren Pflanzen und die Mollusken in den sich selbst überlassenen Flachsgruben zwischen Rhein und Maas. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte 71. Vers. München. 1900.
454. ——, Beobachtungen an Land- und Süßwasserschnecken. Intern. Kongreß Zool. VI. 1905.
455. ——, Wie gewinnen unsere Landschnecken den Kalk für ihre Gehäuse? Naturfreund Witten I. 1903.
456. **Broeck, E. van den,** Observations sur le phénomène de la natation chez les mollusques pulmonés fluviatiles. Ann. soc. mal. Belgique VI. 1871.
457. **Buchner, O.,** Helix pomatia L. Revision ihrer Spielarten und Abnormitäten mit Hervorhebung württembergischer Vorkommnisse nebst Bemerkungen über falsche Anwendung des Begriffes „Varietät". Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg LV. 1899 u. LVI. 1900.
458. **Buck, E.,** Die Spitzblasenschnecke (Physa acuta Drap.) im Aquarium. Zool. Garten XXXVII. 1896.
459. **Buckland, W.,** Sur l'action des Limaçons terrestres pour percer des trous et traces des sillons dans les calcaires compactes. L'Institut XIII. 1845.
460. **Bunker, R.,** Can snails mend their shells? Am. Natur. XIV. 1880. S. 522 bis 523.
461. **Car, Lazar.,** Über den Mechanismus der Locomotion der Pulmonaten. Biol. Centralbl. XVII. 1897.
462. **Carrière, J.,** Über die Regeneration bei den Landpulmonaten. Tagebl. 52. Vers. d. Naturf. 1879.
463. **Carrington, J. T.,** Roosting of Helix pomatia. Sc. Gossip. N. S. III. 1896.
464. **Caziot, E.,** Note on the Pairing of Pyramidula rotundata (Müll.) with Vitrea lucida (Drap.) Proc. malac. Soc. London V. 1902.
465. **Chadwick, W. H.,** Self-fecundation of Planorbis vortex. Journ. of Conchol. X. 1903.
466. **Chaster, G. W.,** A Cross between Limnaea stagnalis and L. auricularia. Journ. of Conch. IX. 1900.
467. **Chatin, J.,** Contribution à l'étude des phénomènes de la vision chez les Gastéropodes Pulmonés. Compt. rend. soc. biol. Paris (7) II. 1881.

468. **Clapp, G. H.,** Shell of Achatina Crawfordi containing 3 embryonic shells. Nautilus XI. 1897.
469. ——, Vitrina depositing eggs. Nautilus XVII. 1903.
470. **Cleland, J.,** On the spiral threads of the Helix aspersa. Proc. R. phys. soc. Edinburgh I. 1858.
471. **Clessin, S.,** Zur Lebensweise von Cionella acicula. Nchrbl. d. d. mal. Ges. II. 1870.
472. ——, Die Lebensweise der Physa hypnorum L. Korrspbl. zool.-mineral. Ver. Regensburg XXVI. 1872.
473. ——, Über den Einfluß kalkarmen Bodens auf die Gehäuseschnecken. Korrspbl. zool.-mineral. Ver. Regensburg XXV. 1871. S. 50–58.
474. ——, Nacktschnecken, Blumenstaub fressend. Nchrbl. d. d. mal. Ges. V. 1873. S. 39.
475. ——, Zur Verwitterung der Schneckengehäuse. Ibid. IV. 1872. S. 73—74.
476. **Cockerell, T. D. A.,** Segmentina lineata Walker a thread-spinner. Zoologist IX. 1885.
477. ——, Limax arborum and the influence of altitude on Colour. Zoologist (3) X. 1886.
478. ——, Notes on slugs, chiefly in the Collection at the British Museum. Ann. nat. hist. (6) VI. VII. 1891.
479. ——, Slugs injuring coffee. Nautilus VI. 1893.
480. **Collier, E.,** Helix rupestris an ovoviparous species. Journ. of Conchol. VI. 1889.
481. **Conte, A. et A. Bonnet,** Sur un nématode nouveau (Angiostoma helicis n. sp.) Parasite de l'appareil génital d'Helix aspersa (Müll.). Compt. rend. soc. Biol. LV. 1903 und Ann. soc. Lyon I. 1904.
482. **Contejean, Ch.,** Sur la respiration du Colimaçon Helix). Bull. soc. philom. Paris (7) III. 1891.
483. **Cooke, A. H.,** On the habitat and food of Helix desertorum. Journ. of Malac. XII. 1905.
484. ——, The Habitat of certain species of Clausilia from Dalmatia, Herzegovina, and Bosnia. Proc. mal. Soc. London VIII. 1908.
485. **Cotte,** Des expériences et observations sur les Limaçons. Journ. d. Sav. 1770. — Observat. et Mém. sur la Phys. par Rozier. III. 1774.
486. **Crosse, H.** Helix (Rhytida) inaequalis lebendiggebärend. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
487. **Crowther, H.,** Protective Resemblance of Shell of Helix cantiana Mont. to its surroundings. Journ. of Conch. VIII. 1896.
488. ——, Mucous Tracks of Limnaea stagnalis L. Journ. of Conch. VIII. 1896.
489. **Dall, W. H.,** Intelligence in a snail. Am. Naturalist 1881.
490. **Davis, J. R. A.,** Bionomical considerations in Gastropod evolution. Journ. of Malac. XII. 1905.
491. **Désoudin,** Note sur la vitalité de l'Helix Schrammi de la Guadeloupe. Bull. soc. d'hist. nat. départ. Moselle XI. 1868.
492. **Dubois, R., et F. Vlès,** Locomotion des Gastéropodes. Compt. rend. Ac. sc. Paris CXLIV. 1907. — Bull. soc. Zool. France XXXII. 1907.
493. **Dybowski, W.,** Beobachtung über das Wachstum der Limnaea stagnalis L. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXII. 1900.
494. **Ebrard, E.,** Un escargot. Physiologie et moeurs de l'Helix pomatia. Biblioth. univers. et rev. suisse. LXX. 1865.
495. **Eimer, Th.,** Über fadenspinnende Schnecken. Zool. Anz. I. 1878. S. 122—123.
496. **Erjavec, Fr.,** Ein Molluskenfeind (Glandina). Nchrbl. d. d. mal. Ges. XVII. 1885.
497. **Evans, W. H.,** The boring snail of the Bois des Roches. Zoologist XXII. 1864. S. 9154.
498. **Fack, M. W.,** Das Erwachen der Balea perversa L. aus dem Winterschlafe. Schr. nat. Ver. Schleswig-Holstein I. 1875.

499. **Fack, M. W.** und **K. Möbius,** Über Langlebigkeit von Schnecken. Schr. nat. Ver. Schleswig-Holstein I. 1873. S. 21.
500. **Fischer, P.,** Des phénomènes qui accompagnent l'immersion des Mollusques terrestres. Act. soc. linn. Bordeaux XIX. 1853. S. 51—61.
501. **Forel, F. A.,** Lungenschnecken Wasser atmend. Auszug von Kobelt. Nchrbl. d. d. mal. Ges. VII. 1875.
502. **Frandsen, P.,** Studies on the Reactions of Limax maximus to directive stimuli. (Contrib. zool. Lab. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Nr. 127.) Proc. Amer. Acad. Arts Sc. XXXVII. 1901.
503. **Furtado, A.,** Instinct of Orientation in Helix aspersa. Ann. nat. hist. (5) XVI. 1885.
504. **Gain, W. A.,** Respiration of Ancylus fluviatilis. Journ. of Conchol. V. 1888.
505. **Gaskoin, J. S.,** On the habits of Helix lactea. Proc. Zool. Soc. London XVIII. 1850.
506. **Gassies, J. B.,** Observation sur une note de M. Lecoq relative aux accouplements adultérins chez quelques Mollusques terrestres. Journ. de Conchyl. III. 1852.
507. **Gibbons, J. S.,** Notes on the habits and distribution etc. of certain W. Indian Pulmonifera. Journ. of Conchol. II. 1879.
508. **Girard, M.,** Les déstructeurs des Limaces et des Colimaçons. Bull. d'insectolog. agricole. 1875—1877.
509. **Gough, Th.,** Vital tenacity of Succinea putris. Zoologist (3) III. 1879.
510. **Gude, G. K.,** Oviposition of some Helices. Sc. Gossip. N. S. I. 1894.
511. **Gulick, J. T.,** Divergence under the same environment as seen in the Hawaiian snails. Amer. Natural. XXXVIII. 1904.
512. **Hall, T. S.,** Helix aspersa carnivorous. Victorian Natural. XVIII. 1902.
513. **Harlé, E.,** Rochers creusés par des colimaçons, à Salies-du-Salat (Haute-Garonne). Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse XXXIII. 1900.
514. **Harte, W.,** Note on certain movements of the Limacidae. Proc. nat. hist. Soc. Dublin IV. 1865.
515. **Harting, P.,** Eigene warmte der slakken (Helix pomatia). Album d. natuur. 1861.
516. **Hartley, A.,** Helix nemoralis and H. virgata without food for fourteen months. Journ. of Conch. IX. 1898.
517. **Hartwig, W.,** Über die Fortpflanzung von Helix lactea L. und H. undata Lov. Zool. Garten XXVIII. 1888.
518. ——, Zur Fortpflanzung einiger Heliciden. Zool. Garten XXX. 1889.
519. **Hedley, Ch.,** Note on the ova of Helicarion robustus Gould. Proc. Linn. soc. N. S. Wales (2) VI. 1891.
520. **Heimburg, H. v.,** Ein Schneckenfeind (Fasanenhenne). Nchrbl. d. d. mal. Ges. XI. 1879. S. 64.
521. **Henderson, J. B.,** Sensitiveness of certain snails to weather conditions. Nautilus XIX. 1905.
522. **Henking, H.,** Über die Ernährung von Glandina algira L. Zool. Jahrb. System. VIII. 1894.
523. **Hensgen, C.,** Biometrische Untersuchungen über die Spielarten von Helix nemoralis. Biometrika I. 1902.
524. **Hesse, P.,** Übelriechende Schnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1905.
525. **Heynemann, D. F.,** Begattung zwischen Limnaea auricularia und peregra. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
526. **Holzfuß, E.,** Planorbis corneus ein Doppelatmer. Natur u. Haus XIV. 1906.
527. **Honigmann, H.,** Über Cantareus s. Tapada apertus Born im Terrarium. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
528. **Horsley, J. W.,** Effect of prolonged Drought on the occurence of Land Mollusca. Journ. of Conch. IX. 1900.
529. ——, Helix arbustorum at a high altitude. Journ. of Conch. X. 1901.

530. **Horsley, J. W.**, The colonization of Molluscs. Journ. of Conch. XII. 1908.
531. **Hoy, Thom.**, Account of a spinning Limax or Slug (Limax filans). Transact. Linn. Soc. London I. 1791.
532. **Hyatt, A.**, Changes in the shell of Limnaea megasoma produced by confinement Amer. Naturalist XIV. 1880.
533. **Jackson, W.**, An attempt to breed from a sinistral Helix pomatia. Journ. of Conch. XI. 1906.
534. **Jickeli, C.**, Eine wohlriechende Schnecke. Nchrbl. d. d. mal. Ges. V. 1873.
535. **Johnson, C. W.**, Some Notes on Rumina decollata Linn. Nautilus XIII. 1900.
536. ——, Ancyli adhering to water beetles. Nautilus XVII. 1904.
537. **Jones, K. Harlstone**, Helices climbing in dry weather. Journ. of Conch. IX. 1899.
538. **Jourdain, S.**, Bruit particulier produit par les Gastéropodes pulmonés. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LIII. 1901.
539. **Keller, C.**, Über den Farbensinn bei Mollusken. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich XXVI. 1881.
540. **Kew, H. W.**, On the Pairing of Limax maximus. Naturalist 1901.
541. ——, On the Mucus-Threads of Land-Slugs. Journ. of Conch. X. 1902.
542. **Kinkelin, Fr.**, Alter von Helix pomatia. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XVII. 1885.
543. **Kobelt, W.**, Zur Verwitterung der Schnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. IV. 1872. S. 44.
544. **Koch, W.**, Bemerkungen über die Lebensweise, Begattung u. Fortpflanzung der Helix pomatia in Kurland. Sendungn. d. Kurl. Gesellsch. II. 1845.
545. **Künkel, K.**, Die Wasseraufnahme bei Nacktschnecken. Zool. Anz. XXII. 1899.
546. ——, Zur Biologie der Nacktschnecken. Verh. deutsch. zool. Ges. 10. Verh. 1900.
547. ——, Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken. Zool. Anz. XXVI. 1903.
548. **Küster, H.**, Über die Lebensdauer der Schnecken. Nerthus III. 1901.
549. **Lambotte**, Diminution du poids de l'Helix pomatia pendant l'hibernation. Ann. soc. malac. Belgique I. 1863—65.
550. **Lang, A.**, Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke (Helix pomatia). Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich XXXXI (Festschrift). Jubelbd. 2. 1896.
551. ——, Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verh. Schweiz. Nat.-Ges. 1906.
552. ——, Über die Bastarde von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L., eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre, mit Beiträgen von H. Bossard, P. Hesse, E. Kleiner. Jena 1908.
553. **Latham, John**, Observations on the spinning Limax. Transact. Linn. Soc. London IV. 1798.
554. **Layard, L. L.**, Mimicry of Mollusca. Journ. of Conch. VII. 1894.
555. **Lecoq**, Note sur les moeurs de l'Helix tristis Pfeif. Journ. de Conchyl. II. 1851.
556. **Linden, Gräfin M. v.**, Das Schwimmen der Schnecken am Wasserspiegel. Biolog. Centralbl. XI. 1892.
557. **Lindinger, L.**, Spinnende Schnecken. Zool. Anz. XXIX. 1905.
558. **Lockwood, S.**, Vitality of Helix aspersa. Amer. Naturalist XIV. 1880.
559. **Lowe, R. T.**, On the genera Melampus, Pedipes and Truncatella, with experiments tending to demonstrate the real nature of the respiratory organs in these Mollusca. Zoolog. Journ. V. 1830—1831.
560. ——, On the Growth of Land Shells. Proceed. Roy. Soc. London VII. (1854) 1856. — Ann. Nat. Hist. 2. Ser. XIII. 1854.

561. **Ludwig, F.,** Über eine der Schneckenbefruchtung angepaßte Blüteneinrichtung. Kosmos IX. 6. Jahrgang. 1882.
562. ——, Beziehungen von Schnecken und Pflanzen. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1889.
563. **Madoulé, A.,** Note sur l'Helix acuta Müll. (Bulimus acutus Brug.). Bull. Soc. Etud. Sc. nat. Elbeuf XV. 1897.
564. **Marchal, C.,** Abondance d'escargots nuisibles. Bull. Soc. Hist. nat. Autun XI. 1898.
565. **Martens, E. v.,** Zur Kenntnis der fadenspinnenden Schnecken. Zool. Anz. I. 1878. S. 249—251.
566. ——, Conchylien vom Nadelholz. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1888.
567. ——, Über das Wiederaufleben von Landschnecken (Helix caesareana). Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1889.
568. **Mer, E.,** Recherches sur l'absorption cutanée dans l'Helix pomatia. Compt. rend. et mém. Soc. Biol. Paris (6) IV. 1879.
569. **Mittré, H.,** Notice sur l'habitation et la nature des organes respiratoires de l'Auricula myosotis Drap. Journ. de Conchyl. VI. 1857.
570. **Mörch, O. A. S.,** Über die Lebensweise von Caecilianella acicula. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
571. **Nelson, W.,** Physa hypnorum occasionally carnivorous. Naturalist I. 1865.
572. **Nordenskiöld, E.,** Über die Trockenzeitanpassung eines Ancylus von Südamerika. Zool. Anz. XXVI. 1903.
573. **Oldham, Ch.,** Note on the habits of Vertigo edentula Drap. Journ. of Conchol. VIII. 1896.
574. ——, Carnivorous Habits of Limax agrestis. The Zoologist (3) XX. 1896.
575. **Parke, G. H.,** Physa fontinalis in Brackish water. Zoologist XXI. 1863.
576. **Pauly, A.,** Über die Wasseratmung der Limnäiden. 1877.
577. **Pearce, S. S.,** Ancylus lacustris floating. Sc. Gossip XV. 1879.
578. ——, On the varieties of our banded snails, specially those of Helix caperata. Journ. of Conchol. VI. 1890.
579. **Pearl, R.,** A Curious Habit of the Slug, Agriolimax. 3d Rep. Michigan Acad. Sc. 1901.
580. **Peile, A. J.,** On a viviparous snail. Journ. Bomb. nat. hist. soc. XII. 1899.
581. **Pérez, J.,** Sur le Bulime tronqué. Act. soc. linn. Bordeaux XLVII. 1895.
582. **Petit de la Saussaye, S.,** Des ennemis des Limaçons, ou des causes qui s'opposent à leur trop grande multiplication. Journ. de Conchyl. III. 1852.
583. **Pfeiffer, L.,** Observations sur la propagation de l'Helix pomatia. Féruss. Bull. Sc. nat. XVI. 1829.
584. **Poulton, E. B.,** Note upon the habits of Testacella. Nature XXXIV. 1887.
585. **Prévost, Const.,** Roches calcaires percées par des Hélices. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1842.
586. **Rajat, H.,** Influence de la température sur la croissance des Mollusques. Ann. soc. linn. Lyon I. 1904.
587. **Ranson, J.,** Carnivorous taste of Limax maximus. Zoologist XIX. 1861.
588. **Ráthay, E.,** Über den „Fraß" von Helix hortensis auf Baumrinden. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. VIII. 1898.
589. **Raymond, W. J.,** Why does Prophysaon shed its tail? Nautilus IV. 1893.
590. **Récluz, C. A.,** Note sur les Hélices servant de baromètre pour indiquer la pluie. Journ. de Conchyl. VII. 1858.
591. **Reinhardt, O.,** Schnecken die Befruchtung von Pflanzen vermittelnd. Nchrbl. d. d. mal. Ges. III. 1871. S. 94—95.
592. **Riggenbach, E.,** Die Selbstverstümmelung der Tiere. Mollusca. Anat. Hefte. Ergebn. XII. 1903.

593. **Rochebrune, A. S. de,** De l'ovoviviparité chez les Mollusques pulmonés. Bull. soc. Philom. VI. 1883.

594. **Roebuck, W. D.,** Slime spinning by Arion hortensis. Journ. of Conchol. IV. 1883.

595. **Rogers, Th.,** On the viviparous nature of Balea. Journ. of Conchol. VII. 1892.

596. **Schapiro, J.,** Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besonderer Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten. Biol. Centralbl. XXII. 1902.

597. **Scharff, R.,** How does a snail crawl? Journ. of Conchol. V. 1888.

598. **Schiedt, R. C.,** Some phenomena of animal pigmentation. Amer. Journ. Physiol. X. 1904.

599. **Schnetzler, J. B.,** Observations sur la température des Mollusques terrestres. Arch. sc. phys. et nat. Genève XIV. 1862. S. 293—300.

600. **Schumann, E.,** Zuchtversuche mit Helix nemoralis L. Schrift. Nat. Ges. Danzig. N. F. VI. 1885.

601. **Seibert, H.,** Hyalinen als Fleischfresser. Nchrbl. d. d. mal. Ges. V. 1873.

602. ——, Über das Verhalten der Bändervarietäten von Helix hortensis M. und H. nemoralis L. in der Fortpflanzung. Nchrbl. d. d. mal. Ges. VIII. 1876.

603. **Service, R.,** Hibernation of Limax flavus. The Zoologist (2) XIX. 1895.

604. **Siebold, C. Th. v.,** Über das Anpassungsvermögen der mit Lungen atmenden Süßwassermollusken. Sitzgsber. math.-phys. Kl. bayr. Ak. Wiss. München 1875.

605. **Simroth, H.,** Über das Gleiten der Schnecken an der Oberfläche des Wassers. Humboldt VIII. 1889.

606. ——, Über Mimicry nach Lungenschnecken. Sitzgsber. naturf. Ges. Leipzig 1888 u. a. a. O.

607. ——, Über einen Züchtungsversuch an Amalia gagates. Sitzgsber. naturf. Ges. Leipzig 1895.

608. ——, Sur le développement de la coloration chez ‚Amalia gagates'. Annaes de sc. nat. II. Porto 1895.

609. ——, Über mutmaßliche Mimicry beim japanischen Philomycus. Ber. nat. Ges. Leipzig 1898.

610. ——, Über Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken. Verh. deutsch. zool. Ges. 10. Vers. 1900.

611. ——, Über die Abhängigkeit der Nacktschneckenbildung vom Klima. Biol. Centralbl. XXI. 1901.

612. **Slevogt, K.,** Beobachtungen üb. d. Naturell d. Waldschnecke (Helix nemoralis). Voigts Magaz. VI. 1803.

613. **Spieß, C.,** Un cas de ruse chez l'escargot (Helix pomatia). Rev. scient. (4) XVIII. 1902.

614. **Sporleder, A.,** Beobachtungen über das Leben einiger Schnecken. Malac. Bl. IX. 1862. S. 112—121.

615. ——, Beobachtungen an lebenden Schnecken. Ibid. X. 1863. S. 146—152.

616. ——, Fortgesetzte Beobachtungen über die Wachstumszeit einiger Schnecken. Ibid. VII. 1861. S. 115—120.

617. **Sprenger, W.,** Einiges über unsere Süßwasserschnecken. Blätt. Aquar. Terrar.-Freunde. XII. 1901.

618. **Stahl, E.,** Pflanzen und Schnecke. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jen. Ztschr. f. Naturw. XXII. 1889.

619. ——, Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß. Denkschrift Nat. Ges. Jena XI. 1904.

620. **Standen, R.,** Observations on the reproduction of the dart, during an attempt to breed from a sinistral Helix aspersa Müll. Journ. of Conchol. (7) II. 1892.

621. **Steenstrup, J.**, Om ovoviviparіteten hos Helix Studeriana Fér. Videnskab. Meddel. naturhistor. Foren. Kjöbenhavn 1879.
622. **Sterki**, Altersverschiedenheit der Radula bei Hyalinen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1882.
623. **Sterr, G.**, Bemerkungen über die Zucht von Schnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869. S. 34—36.
624. **Strickland, H. E.**, On the habits of a living specimen of Nanina vitrinoides Desh. Proc. Zool. Soc. London XVI. 1848.
625. **Taylor, J. W.**, Life history of British Helices. Helix arbustorum. Journ. of Conchol. III. 1882. IV. 1883.
626. **Taylor, Rich.**, Lange unterbrochene Lebenstätigkeit einer Schnecke (Helix maculosa Fér.). Fror. Tagsber. No. 207. (Zool. I.) 1850.
627. **Theobald, F. V.**, Mollusca injurious to farmers and gardeners. Zoologist (3) XIX. 1895.
628. ——, A Carnivorous Habit in Limax. Zoologist (3) XX. 1896.
629. ——, Injurious and beneficial slugs and snails. Journ. Board Agric. XI. 1905.
630. **Treitel**, Über die Lebensfähigkeit der Gartenschnecke. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt. 1896.
631. **Trevelyan, W. C.**, Boring power of Land Snails on Limestone. Sillim. Amer. Journ. (2) II. 1846.
632. **Troschel, H.**, Über das Atmen der Limnäen. Verh. naturh. Ver. Rheinl. u. Westfalens XXXIII. 1876.
633. **Tye, G. Sheriff**, On a case of protective resemblance among slugs. Journ. of Malacol. III. 1894.
634. **Velten, C.**, De sensu olfactus Gasteropodum. Bonn 1865.
635. **Viguier, C.**, Observations sur la viviparité de l'Helix Studeriana Fér. Arch. zool. expér. VIII. 1879—80.
636. **Vogel, G.**, Fleischfressende Schnecken. Natur u. Schule IV. 1905.
637. **Wagner, G.**, Über die Verbreitung der Pilze durch Schnecken. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. VI. 1896.
638. **Ward, J.**, Vitality of the common snail (Helix aspersa). Nature XX. 1879.
639. **Webb, W. M.**, On the manner of feeding in Testacella acutulum. Zoologist (3) XVII. 1893.
640. **Welch, R.**, Decalcification of fresh water Shells. Irish naturalist XIII. 1904.
641. **Werlich, K.**, Begattung der schwarzen Schnecken (Limax ater). Isis 1819.
642. **Whitfield, R. P.**, Description of Limnaea megasoma Say with an account of changes produced in the offspring by unfavourable conditions of life. New York 1882.
643. **Wiechmann, C. M.**, Die Zerstörung der Schalen bei Limnaea stagnalis L. Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenb. XXVI. 1873.
644. **Wiedersheim, R.**, Zur Biologie von Limnaea auricula. Zool. Anz. II. 1879.
645. **Willcox, M. A.**, Homing of Fissurella and Siphonaria. Science XXII. 1905.
646. **Willem, V.**, Note sur le procédé employé par les Gastéropodes d'eau douce pour glisser à la surface du liquide. Bull. ac. r. sc. Belg. (3) XV. 1888.
647. ——, Sur une disposition spéciale des yeux chez les Pulmonés basommatophores. Compt. rend. CXII. 1891.
648. ——, La vision chez les Gastéropodes pulmonés. Ibid.
649. **Williams, J. W.**, On the circumstances attending death by drowning of Helix aspersa. Journ. of Conchol. VI. 1889.
650. **Williamson, Mrs. M. Burton**, The aestivation of snails in Southern California. Amer. Naturalist. XXIX. 1895.
651. ——, Aestivation of Epiphragmophora traskii in Southern California. Nautilus XIV. 1900.

652. **Woldon, W. F. R.**, A First Study of Natural Selection in Clausilia laminata (Montagu). Biometrika I. 1901.
653. **Wolton, F. W.**, The life history of Arion ater and its power of self-fertilisation. Journ. of Conch. VII. 1893.
654. **Woodward, B. B.**, On some „Feeding-tracks" of Gastropods. Proc. mal. soc. London VII. 1906.
655. **Zykoff, W.**, Bemerkung über fadenspinnende Schnecken. Zool. Anz. XII. 1889.

D. Anatomie und Physiologie.

656. **Abric, P.**, Sur le mécanisme du mouvement des tentacules chez l'escargot. Compt. rend. soc. biol. Paris LIX. 1905.
657. **Aeberhard, B.**, Etude sur le système nerveux de quelques gastéropodes. Mitt. naturf. Ges. Bern f. 1905. 1906.
658. **Allman, G. J.**, On certain peculiarities in the Anatomy of Limax Sowerbii. Report Brit. Ass. Adv. Sc. 16. Meeting. 1846. Trans. Sect.
659. **Amaudrut**, Sur le système nerveux de quelques Mollusques pulmonés (Achatina, Bulime, Helix, Nanina, Vaginula). Bull. soc. philom. Paris (7) X. 1886.
660. ——, La structure et la circulation dans l'organe de Bojanus de quelques Mollusques pulmonés. Ibid.
661. **André, E.**, Contribution à l'anatomie et à la physiologie de Ancylus, lacustris et fluviatilis. Rev. Suisse Zool. I. 1894.
662. ——, Le pigment mélanique des Limnées. Rev. Suisse Zool. III. 1896.
663. **Ashford, C.**, Note on the anatomy of Helix hispida and H. Cantiana. Journ. of Conchol. III. 1882.
664. ——, The darts of British Helicidae. Journ. of Conchol. IV. 1883.
665. ——, On the action of the Heart in the Helicidae during hibernation. Journ. of Conchol. III. 1883.
666. ——, Note on the anatomy of Helix sericea Müll. Journ. of Conchol. IV. 1885.
667. **Ashworth, I. H.**, A Specimen of Helix pomatia with paired male organs. Proc. r. soc. Edinburgh XXVII. 1907.
668. **Babor, J. F.**, Über den Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylommatophoren. Verhdlgn. d. d. zool. Ges. IV. 1894.
669. ——, Über die wahre Bedeutung des sogenannten Semperschen Organs der Stylommatophoren. Sitzgsber. k. böhm. Ges. Wiss. XXXIV. 1895.
670. **Baker, F. C.**, Notes on Radulae. Journ. Cincinnati Soc. nat. Hist. XIX. 1897.
671. ——, The Gross Anatomy of Limnaea emarginata Say variety mighelsi Binney. Bull. Chicago Acad. Sc. II. 1900.
672. ——, Notes on the genitalia of Limnaea. Amer. Natural. XXXIX. 1905.
673. ——, On the pulsations of the Molluscan heart. Journ. Cincinnati Soc. nat. Hist. XIV. 1897.
674. **Barfurth, D.**, Der Kalk in der Leber der Helicinen und seine biologische Bedeutung. Zool. Anz. IV. 1881.
675. **Barnes, R. G.**, Note on a dart found in the body-cavity of Helix aspersa. Proc. mal. soc. London VI. 1905.
676. **Behme, Th.**, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturg. LV. 1889.
677. **Beneden, P. J. van**, Sur une particularité dans l'appareil de la génération de l'Helix aspersa. Bull. de l'Acad. de Brux. III. 1836.
678. ——, Sur un organe corné particulier, trouvé dans la bourse du pourpre d'une nouvelle espèce de Parmacella. Bull. de l'Acad. de Brux. III. 1836.
679. ——, Mémoire sur l'anatomie de l'Helix algira. Ann. Scienc. natur. (2) Zool. V. 1836.

680. **Beneden, P. J. van,** Description du double système nerveux dans le Limneus glutinosus. L'Institut V. 1837. — Bull. de l'Acad. de Brux. IV. 1837.
681. **Bergh, R.,** Anatomische Untersuchung des Triboniophorus Schüttei Kfst., sowie von Philomycus carolinensis und australis. Verh. zool.-boot. Ges. Wien XX. 1870.
682. **Bergonzini, C.,** Osservazioni sulle glandole salivari degli Helix. L. Spallanzani IX. 1880.
683. **Berkeley, M. J.,** On the internal structure of Helicolimax (Vitrina) Lamarckii. Zoolog. Journ. V. 1830—1831.
684. **Beutler, B.,** Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1866—1897). Die Anatomie von Paryphanta hochstetteri Pfr. Zool. Jahrb. Anat. XIV. 1901.
685. **Beyne, L.,** Essai d'exploration cardiographique chez l'escargot. Journ. Physiol. pathol. Paris VII. 1905.
686. ——, Recherches sur l'origine musculaire ou nerveuse de quelques réactions du coeur aux variations de température. Ibid.
687. **Biedermann, W.,** Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung von Skeletten wirbelloser Tiere, namentlich der Mollusken. Zeitschr. f. Physiol. 1902.
688. ——, Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. I. Die peristaltischen Bewegungen der Würmer und der Tonus glatter Muskeln. Arch. ges. Physiol. CII. 1904.
689. ——, Dass. II. Die locomotorischen Wellen der Schneckensohle. Ibid. CVII. 1905.
690. ——, Dass. III. Die Innervation der Schneckensohle. Ibid. CXI. 1906.
691. —— und **P. Moritz,** Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. II. Über ein celluloselösendes Enzym im Lebersecret der Schnecke (Helix pomatia). Arch. ges. Physiol. LXXIII. 1898.
692. —— ——, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sogenannten „Leber" der Mollusken. Arch. ges. Physiol. LXXV. 1899.
693. **Biétrix,** Un cas de monstruosité de l'appareil génital chez l'Helix pomatia. Bull. soc. philom. Paris (7) X. 1886.
694. **Binney, G. W.,** Note on the jaws of Helices. Amer. journ. of conchol. I. 1865.
695. ——, On the lingual dentition and genitalia of Partula and other Pulmonata. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1875.
696. ——, On the genitalia and lingual dentition of Pulmonata. Ann. Lyc. nat. hist. New York XI. 1876. — Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1875. 1876.
697. ——, On the jaw and lingual dentition of certain Costa Rica land shells collected by William M. Gabb. Ann. New York ac. sc. I. 1879. S. 257—262.
698. **Blainville, H. D. de,** Mémoire sur l'organisation d'une espèce de Mollusques nus de la famille des Limacinés (Onchidium). Journ. de Phys. XCVI. 1823.
699. **Bland, Th.,** Note on the internal structure of Megaspira. Amer. journ. of conchol. I. 1866.
700. —— and **Binney,** On the lingual dentition of Macroceramus. Amer. journ. of conchol. VII. 1871.
701. —— ——, On the dentition of Pompholyx effusa. Amer. journ. of conchol. VI. 1871.
702. —— ——, On the lingual dentition of Clausilia tridens Chenu. Amer. journ. of conchol. VII. 1872.
703. —— ——, On the lingual dentition of Veronicella. Amer. journ. of conchol. VII. 1872.
704. —— ——, On the lingual dentition of Limnaea appressa and L. megasoma. Amer. journ. of conchol. VII. 1872.

705. **Bland, Th. and Binney,** On the lingual dentition of Nanina. Amer. journ. of conchol. VII. 1872.
706. —— ——, On the lingual dentition of certain terrestrial Pulmonata . . . Ann. lyc. nat. hist. New York X. 1874.
707. —— ——, On the lingual dentition and jaw of certain terrestrial Pulmonata from the United States etc. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1872. 1873. — Amer. journ. of conchol. VII. 1872.
708. —— ——, On the lingual dentition of Gaeotis. Ann. lyc. nat. hist. New York X. 1874.
709. —— ——, On the lingual dentition and anatomy of Achatinella and other Pulmonata. Ann. lyc. nat. hist New York X. 1874.
710. —— ——, Notes on the genus Pineria and on the lingual dentition of Pineria Viequensis. Ann. lyc. nat. hist. New York X. 1874.
711. **Böhmig, L.,** Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger Pulmonaten. Leipzig 1883.
712. **Bonardi, E.,** Intorno all'azione saccarificante della saliva ed alla glicogenesi epatica in alcuni Molluschi terrestri. Communicazione preventiva. Boll. scientif. V. 1883.
713. ——, Dell' azione dei succhi digestivi di alcuni gasteropodi terrestri sul amido e sui saccarosi. Boll. scientif. VI. 1884.
714. **Boussingault, J. B.,** Recherches du fer dans le sang d'un animal invertébré (Limace jaune). Compt. Rend. LXXV. 1872.
715. **Bouvier, E. L.,** Sur l'organisation des Amphiboles. Compt. rend. soc. philom. Paris 1892.
716. **Bowell, E. W.,** On the Radulae of the British Helicids. Proc. mal. soc. London VIII. 1908.
717. **Braun, M.,** Harnleiter und Niere der Pulmonaten. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXI. 1889.
718. **Brayley, E. W.,** On certain organs of the Helicidae usually regarded as their eyes: with a summary of evidence in support of Aristotle's assertion that the Testaceous Mollusca are devoid of Visual organs. Zoolog. Journ. II. 1826.
719. **Breitenbach, W.,** Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Kosmos 1885.
720. **Buchner, O.,** Beiträge zur Kenntnis des Baues der einheimischen Planorbiden, 1890.
721. **Busch, Fr. W. Jul.,** Ad anatomiam nonnullorum Heliceorum agri Bonnensis symbolae.
722. **Camus, L.,** Recherches expérimentales sur une agglutinine produite par la glande de l'albumen chez l'Helix pomatia. Compt. rend. Ac. Paris CXXIX. 1899.
723. ——, Le sang d'Escargot et la coagulation. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LII. 1900.
724. **Carles, M. P.,** Le fluor dans les coquilles des mollusques. Compt. rend. Ac. Paris CXLIV. 1907.
725. **Carlson, A. J.,** The function of the cardiac nerves in Molluscs. Amer. Journ. Physiol. XIII. und XIV. 1905.
726. ——, The physiology of locomotion in Gastropoda. Biol. Bull. VIII. 1905.
727. ——, The rhythm produced in the resting heart of Molluscs by the stimulation of the cardio-accelerator nerves. Amer. Journ. Physiol. XII. 1904.
728. **Cavalié, M.,** Sur la sécrétion de la glande albuminipare chez l'escargot (Helix pomatia et Helix hortensis) Compt. rend. Soc. Biol. Paris LIV. 1902.
729. **Chapmann, H. C.,** On the generative apparatus of the Tebennophorus carolinensis. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1874.
730. **Chatin, J.,** Sur l'épithélium hépatique de la Testacelle. Compt. rend. CXII. 1891.

731. **Clessin, S.**, Bemerkungen über die Zungenbewaffnung der Hyalinen. Mal. Bl. N. F. V. 1882.
732. **Collinge, W. E.**, On the position of the dart sac in Helix rufescens. Zoologist (3) XVIII. 1891.
733. ——, Description of the Anatomy etc. of a new species and variety of Arion. Ann. nat. hist. (6) XII. 1893.
734. ——, The morphology of the generative system in the genus Testacella. Ann. nat. hist. (6) XII. 1893.
735. ——, Absence of male reproductive organs in two hermaphrodite Molluscs. Journ. of Anat. and Phys. XXVII. 1893.
736. ——, The Myology of some Pulmonate mollusca considered as a distinctive feature in the discrimination of genera etc. Proc. Mal. Soc. London I. 1894.
737. ——, On the Anatomy of Apera Burnupi, E. A. Smith. Ann. Mag. nat. Hist. (6) XX. 1897.
738. ——, Note on the Anatomy of Zonites rollei Kobelt. Proc. Mal. Soc. London IV. 1900.
739. ——, On the Anatomy of certain Agnathous Pulmonate Mollusks. Ann. Mag. nat. Hist. (7) VIII. 1901.
740. ——, Note on the Anatomy of Amphidromus palaceus, Mouss. Journ. Malacol. VIII. 1901.
741. ——, Note on the Anatomy of Apera burnupi, E. A. Smith. Journ. Malacol. VIII. 1901.
742. ——, On the Anatomy of the Vitrina irradians of Pfeiffer. Journ. Malacol. VIII. 1901.
743. ——, On the Anatomy of the Genus Myotesta, Cllge. Journ. Malacol. IX. 1902
744. —— and **H. H. Godwin-Austen**, On the structure and affinities of some new species of Mollusks from Borneo. Proc. Zool. Soc. London 1895.
745. **Couvreur, E.**, Notes sur le sang de l'escargot. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LII. 1900.
746. **Creighton, Ch.**, Microscopic Researches on Glycogen. Pt. 2. Glycogen of Snails and Slugs in Morphological Correspondence with the Lymph System of Vertebrates. London 1899.
747. **Crosse, H.** et **P. Fischer**, Note sur la plaque linguale des Glandines d'Europe. Journ. de Conchyl. XVI. 1868.
748. —— ——, Note sur le ruban linguale des Gonospira (Gibbulina) palanga. Journ. de Conchyl. XVII. 1869.
749. —— ——, Etude sur la mâchoire et l'armature linguale des Cylindrellidae et de quelques genres voisins sous le rapport conchyliologique. Journ. de Conchyl. XVIII. 1870.
750. **Cuénot, L.**, Etudes physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. Arch. de Biol. XII. 1892.
751. ——, L'excrétion chez les Gastéropodes Pulmonés. Compt. rend. LXV. 1893.
752. ——, Sur le fonctionnement du rein des Helix. Compt. rend. CXIX. 1894.
753. ——, Sur le fonctionnement du rein des Helix. Arch. zool. expér. (3) II. 1894.
754. ——, L'excrétion chez les Mollusques. (Mém. cour. Acad. roy. Belg.) Arch. Biol. XVI. 1899.
755. **Cuvier, G.**, Mémoire sur la Limnée et le Planorbe. Ann. du Muséum VII. 1806.
756. ——, Sur l'anatomie du grand Limaçon Helix pomatia L. Bull. des Scienc. Soc. Philom. I. 1797.
757. ——, Mémoire sur l'Onchidie, genre de Mollusques nus, voisin des Limaces, et sur une espèce nouvelle (Onchidium Peronii). Ann. du Muséum V. 1804.
758. ——, Mémoire sur la Limace (Arion L.) et le Colimaçon (Helix L.). Ann. du Muséum VII. 1806.

759. **Dall, W. H.**, Note sur la mâchoire et la plaque linguale du Liriola (Siphonaria) peltoides. Journ. de Conchyl. XXVI. 1878.
760. **Dastre, A.** et **N. Floresco**, Contribution à l'étude des chlorophylles animales. Chlorophylle du foie des Invertébrés. Compt. rend. Ac. Paris CXXVIII. 1899.
761. **Deflandre, C.**, Fonction adipogénique du foie chez les Mollusques. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LIV. 1902.
762. **Deshayes, G. P.**, Anatomie comparée de divers types de Mollusques attribués au grand genre Hélice. Ann. Scienc. natur. XXII. 1831.
763. ——, Anatomie von Helix putris. Isis 1835.
764. **Dhéré, C.**, Quelques nouveaux documents concernant le cuivre hématique des Invertébrés et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LV. 1903.
765. ——, Sur la teneur du hémoglobine de Planorbe corné. Ibid.
766. **Doering, A.**, Estudios systemáticos y anatómicos sobre los Moluscos pulmoniferos de los paises del Plata. Periódico Zoológ. I. 1877.
767. **Dubois, R.**, Sur le sens de l'olfaction de l'Escargot. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LVI. 1904.
768. **Dubrueil, E.**, Etude physiologique sur l'appareil générateur du genre Helix. Rev. sc. nat. Montpellier I. 1872. II. 1873.
769. ——, Sur le capreolus du Zonites algirus. Compt. rend. LXXV. 1872.
770. ——, Sur la constitution du canal excréteur de l'organe hermaphrodite dans Leucochroa candidissima Beck et dans le Bulimus decollatus. Compt. rend. LXXXII. 1876.
771. **Dutilleul, G.**, Essai comparatif sur les organes copulateurs et leurs annexes dans les genres Helix et Zonites. Bull. scientif. dép. du Nord IX. 1887.
772. **Dumas**, Fragments d'anatomie de l'Helix algira (Helicodes n. g.). Compt. rend. Ac. Sc. Paris XXV. 1847.
773. **Dybowski, W.**, Studien über die Zahnplatten der Gattung Limnaea Lam. Bull. soc. nat. Moscou IV. 1884.
774. ——, Studien über die Zahnplatten einiger der Abteilung Stylommatophora angehörigen Schnecken. Bull. soc. nat. Moscou 1885 u. 1887 und Mal. Bl. N. F. IV. 1885.
775. ——, Studien über die Mundwerkzeuge von Physa und Planorbis. Sitzgs.-Ber. Nat. Ges. Dorpat VII.
776. **Edwards, H. Milne**, De l'appareil circulatoire du Colimaçon. Ann. Scienc. natur. (3) Zool. VIII. 1847.
777. **Enriques, P.**, Ricerche osmotiche sulla Limnaea stagnalis. Atti Accad. Lincei XI. 1902.
778. ——, Osmosi ed assorbimento nelle reazioni a soluzioni anisotoniche (Protozoi e Limnaea stagnalis). Atti Accad. Lincei (5) XI. 1902.
779. **Fischer, P.**, Sur le spermatophore du Bulimus acutus. Journ. de Conchyl. V. 1856.
780. ——, Etudes sur les spermatophores des Gastéropodes Pulmonés. Ann. Scienc. nat. (4) Zool. VII. 1857. p. 367—381.
781. ——, Anatomie de deux Mollusques pulmonés terrestres appartenant aux genres Xanthonyx et Hyalimax. Journ. de Conchyl. XV. 1867.
782. ——, Sur l'Anatomie des Bulimes Néo-Calédoniens du groupe Placostyles. Journ. de Conchyl. XIX. 1871.
783. ——, Sur la plaque linguale de quelque Bulimus. Ibid. XX. 1873.
784. ——, Sur l'anatomie des Hélices carnassiers de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyl. XXI. 1873.
785. ——, Observations anatomiques sur divers Mollusques des Antilles attribués au genre Succinea. Journ. de Conchyl. XXII. 1874.

786. **Fischer, P.,** Sur la disposition générale du système nerveux chez les Mollusques gastéropodes pulmonés stylommatophores. Compt. rend. LXXXI. 1875.

787. **Fleury, Imbert,** Mémoire sur le mécanisme de la respiration du Limaçon terrestre (Helix pomatia). Magendie, Journ. de Physiol III. 1823.

788. **Garnault, P.,** Sur la structure des organes génitaux, l'ovogenèse et les premiers stades de la fécondation chez l'Helix aspersa. Compt. rend. CVI. 1888.

789. ——, La castration parasitaire chez l'Helix aspersa. Bull. scient. France et Belg. (3) II. 1890.

790. **Gaspard, B.,** Mémoire physiologique sur le Colimaçon (Helix pomatia). Magendie, Journ. de Physiol. II. 1882. — Meckels deutsch. Archiv f. Physiol. VIII. 1823.

791. **Germain, L.,** Essai sur les organes des sens chez quelques mollusques terrestres. Bull. Soc. Etud. sc. Angers. N. S. XXVII. 1898.

792. **Girod, P.,** Recherches sur la circulation bojanienne de l'escargot. Congrès internat. Zool. Moscou II. 1893.

793. ——, Observations physiologiques sur le rein de l'escargot. Compt. rend. CXVIII. 1894.

794. **Gobley,** Recherches chimiques sur le Limaçon de vigne. Paris 1858.

795. **Godwin-Austen, H. H.,** On the Anatomy of Ferrussacia gronoviana Risso from Mentone ... . Proc. Zool. Soc. London 1880.

796. ——, On the land Molluscan Genus Girasia of Gray, with remarks of its anatomy etc. Proc. Zool. Soc. London 1880.

797. ——, On the Landmolluscan genus Durgella W. T. Blanford, with notes on its anatomy etc. Journ. Linn. Soc. London XV. 1881.

798. ——, On the Molluscan genus Paryphanta and on the anatomy of P. Hochstetteri Pf. Proc. mal. soc. London I. 1895.

799. ——, On the Anatomy of Hemiplecta floweri E. A. Smith from Perak, Malay Peninsula, with Notes on some other Eastern Genera. Proc. mal. soc. London IV. 1900.

800. ——, On the Anatomy of Helix politissima, Pfeiffer, of Ceylon, and on its Position in the Ariophantinae. Proc. mal. soc. London IV. 1901.

801. ——, On the Anatomy of the Helix ampulla of Benson, and its Generic Position in the Ariophantinae. Proc. mal. soc. London IV. 1901.

802. ——, On Helix basileus Benson, from Southern India: Its anatomy and generic position. Proc. mal. soc. London V. 1902.

803. ——, On the anatomy of two Land Molluscs (Helicarion? . .) from New Britain and Lifu, Loyalty Islands ... Proc. mal. soc. London V. 1903.

804. ——, Further description of the animal of Damayantia carinata Collinge, ... with remarks on this genus of Issel, Collingea of Simroth and Isselantia of Collinge. Ibid.

805. ——, On the genus Eurystoma of Albers ..., its anatomy and reference to other Indian species. Proc. mal. soc. London VI. 1904.

806. **Goodsir, J.,** An account of the Anatomy of Limnaeus involutus Harvey. M. S. Ann. of mat. hist. V. 1840.

807. **Gray, J. E.,** On the anatomical difference between Helix hortensis and Helix nemoralis. Ann. of Philos. N. Ser. X. 1825.

808. ——, Teeth of Streptaxis, Chilina etc. Ann. nat. hist. (4) III. 1869.

809. **Grieb, A.,** Ricerche intorno ai nervi del tubo digerente dell' Helix aspersa. Mem. nat. e fis. ac. it. sc. Napoli (3) VI. 1887.

810. **Griffiths, A. B.,** Olfactory organs of Helix. Proc. R. soc. Edinb. XIX. 1892.

811. **Guppy, R. J. L.** and **J. Hogg,** On the lingual dentition of some Westindian Gasteropoda. Trans. Linn. Soc. London XXVI. 1868. S. 191—196.

812. **Gwatkin, H. M.,** The dentition of the Pupidae. Proc. mal. soc. London II. 1897.

813. **Hadfield, H.,** Muscular power of snails (Helix). Zoologist (3) XI. 1887.
814. **Haller, B.,** Die Anatomie von Siphonaria gigas Less., eines opisthobranchen Gasteropoden. Arb. Zool. Inst. Wien X. 1892.
815. ——, Betrachtungen über die Nieren von Oncidium celticum Cuvier. Verhdlgn. nat.-mediz. Ver. Heidelberg. N. F. V. 1894.
816. **Hanitsch, R.,** Contributions to the anatomy and histology of Limax agrestis. Proc. biol. soc. Liverpool II. 1888.
817. **Harder, Joh. Jak.,** Examen anatomicum Cochleae terrestris domiportae. 1676.
818. **Hedley, Ch.,** On the structure and systematic position of Cystopelta. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) V. 1891.
819. ——, On the anatomy of some Tasmanian snails. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) VI. 1891.
820. **Heynemann, D. F.,** Zur Anatomie der Gattung Vertigo. Mal. Bl. IX. 1862.
821. ——, Einige Mitteilungen über die Schneckenzungen, mit besonderer Beachtung der Gattung Limax. Mal. Bl. X. 1862. S. 200—216.
822. ——, Die Mundteile einiger brasilianischer Land- und Süßwasserschnecken. Ibid. XV. 1868. S. 99—113.
823. ——, Die Zungen von Partula und Achatinella. Mal. Bl. XIV. 1867.
824. ——, Die Zungen von Daudebardia und Streptostela. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
825. **Hutton, F. W.,** On the structure of Amphibola nux avellana. Ann. nat. hist. (5) III. 1879.
826. ——, Notes on the structure and development of Siphonaria australis Quoy and Gaim. Ann. nat. hist. (5) IX. 1882.
827. **Jacobi, A.,** Anatomische Untersuchungen an malaiischen Landschnecken (Amphidromus chloris und Amphidromus interruptus). Arch. Naturgesch. LVI. 1896.
828. ——, Japanische beschalte Pulmonaten. Anatomische Untersuchung des im zoologischen Museum der Kaiserlichen Universität in Tokio enthaltenen Materiales. I. Pulmonaten. Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo XII. 1898.
829. **Jhering, H. v.,** Zur Physiologie und Histologie des Centralnervensystems von Helix pomatia. Göttinger Nachrichten 1876.
830. ——, Über den Geschlechtsapparat von Succinea. Jahrb. d. d. mal. Ges. IV. 1877.
831. ——, Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLI. 1885.
832. ——, Pelta. Mal. Bl. N. F. IV. 1885.
833. ——, Zur Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIV. 1892.
834. **Jordan, H.,** Die Leistungen des Centralnervensystems bei den Schnecken. Biol. Centralbl. XXVI. 1906.
835. ——, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. Arch. ges. Physiol. CVI. 1905. S. 189—228. CX. 1905. S. 533—597. 1 Fig.
836. ——, Beitrag zur physiologischen Technik für „Tonusmuskeln", vornehmlich bei wirbellosen Tieren, nebst Beschreibung eines Meß- und Registrierapparates für die Reaktionen solcher Muskeln. Ibid. 1908. S. 221—235.
837. **Jourdain, S.,** Note sur les organes génitaux et l'accouplement de quelques Limaciens. Rev. sc. nat. Montpellier VII. 1878.
838. ——, On the termination of the visceral Arterioles of Arion rufus. Ann. nat. hist. (5) III. 1879.
839. ——, Sur la conformation de l'appareil de la génération de l'Helix aspersa dans le jeune âge. Rev. sc. nat. Montpellier VIII. 1879.
840. **Joyeux-Laffuie,** Recherches anatomiques sur l'Oncidie. Compt. rend. XCI. 1880. XCII.

841. **Keferstein, W.,** Über die zweitentakeligen Landschnecken (Janella, Aneitea, Triboniophorus). Ztschr. f. wiss. Zool. XV. 1865. S. 76—85.
842. ——, Über Parmarion flavescens n. sp. aus Mosambik. Mal. Bl. XIII. 1866.
843. ——, Anatomische Untersuchungen von Veronicella Bleekerii n. sp. Ztschr. f. wiss. Zool. XV. 1865.
844. ——, Über die Anatomie der Gattungen Incillaria Benson und Meghimatium Hasselt im Vergleich mit der von Philomycus Rafinesque. Mal. Bl. XIII. 1866.
845. ——, Zur Anatomie von Philomycus carolinensis Bocc. Ztschr. f. wiss. Zool. XVI. 1866.
846. —— und **E. Ehlers,** Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse v. Helix pomatia (1 T.) Ztschr. f. wiss. Zool. X. 1859.
847. **Kobelt, W.,** Beobachtungen über die Kiefer einiger Tachea-Arten. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
848. **Köhler, A.,** Beiträge zur Anatomie von Siphonaria. Zool. Jahrb. Anat. VII. 1893.
849. **Krukenberg, C. Fr. W.,** Über das Helicorubin und die Leberpigmente von Helix pomatia. Vgl. physiol. Studien 1882.
850. **Künkel, R.,** Zur Locomotion unserer Nacktschnecken. Zool. Anz. XXVI. 1903.
851. **Lacaze-Duthiers, H. de,** Du système nerveux des Mollusques Gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. Arch. Zool. expér. I. 1872.
852. ——, Le système nerveux de l'Ancylus fluviatilis. Compt. rend. C. 1885.
853. ——, Comparaison morphologique de la Limace et de la Testacelle. Compt. rend. C. 1885.
854. ——, Anatomie du Gadinia Garnotii. Compt. rend. C. 1885.
855. ——, Histoire de la Testacelle. Arch. Zool. expér. (2) V. 1888.
856. ——, Des organes de la reproduction de l'Ancylus fluviatilis. Arch. Zool. expér. (3) VII. 1899.
857. **Lambron,** Sur le foie de l'Helix pomatia. Compt. rend. Ac. Sc. Paris X. 1840.
858. **Laurent, P.,** Sur les organes sexuels des Colimaçons. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1848.
859. **Lawson, H.,** The anatomy and physiology of Gasteropods. The digestive system of the great slug. Intellect. observ. III. 1863.
860. ——, On the General Anatomy, Histology and Physiology of Limax maximus. Journ. R. Dublin Soc. IV. 1866.
861. ——, Zoosperms in the ovaria of pulmoniferous Gasteropods. Quart. Journ. micr. Soc. N. S. IV. 1864.
862. **Lee, A.,** La structure du spermatozoide de l'Helix pomatia. La Cellule XXI. 1904.
863. ——, L'évolution du spermatozoide de l'Helix pomatia. Ibid.
864. **Lehmann, R.,** Anatomie von Amphibola avellana Nelson Neuseeland. Mal. Bl. XIII. 1866.
865. ——, Zur Anatomie von Amalia marginata. Mal. Bl. XI. 1864.
866. **Leidy, Jos.,** On the existence of the sack of the dart and of the dart in several species of North American pneumonobranchiate Mollusks. Proceed. Boston. Soc. Nat. Hist. II. 1845.
867. ——, On the situation of the olfactory sense in the terrestrial tribe of the Gasteropodous Mollusca. Proceed. Boston. Soc. Nat. Hist. III. 1846.
868. ——, Über den Sitz des Geruchsorgans bei den Landschnecken. Fror. Not. 3. Reihe. IV. 1847.
869. ——, Note sur la position de l'organe de l'odorat chez les Mollusques Gastéropodes terrestres. Journ. de Conchyl. I. 1850.
870. **Leo, Js.,** Notice sur le fulcrum de certaines Helices. Journ. de Conchyl. IV. 1853.

871. **Lespès, Charles,** Recherches sur l'oeil des Mollusques Gastéropodes terrestres et fluviatiles de France. Journ. de Conchyl. II. 1851.

872. ——, Note sur la terminaison du nerf olfactif chez les Gastéropodes terrestres. Journ. de Conchyl. III. 1852.

873. **Levy, M.,** Zoochemische Untersuchung der Mitteldarmdrüse von Helix pomatia. 1890.

874. **Leydig, Fr.,** Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikr. Anat. I. 1865.

875. ——, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturgesch. XLII. 1876. S. 209—292.

876. **Loisel, G.,** Sur l'appareil musculaire de la radula chez les Helix. Journ. de l'anat. et de la phys. XXVIII. 1883.

877. **Longe,** D'un organe non encore décrit chez les Helix. Compt. rend. et mém. Soc. biol. Paris I. 1880.

878. —— et **E. Mer,** De la formation de la coquille dans les Helix. Compt. rend. Ac. Paris XC. 1880.

879. **Macdonald, John Denis,** Observations on the external characters and internal anatomy of a bitentaculate Slug found at the island of Aneitum, New Hebrides. Ann. nat. hist. 1856.

880. **MacMunn, C. A.,** On the Gastric Gland of Mollusca and Decapod Crustacea: its Structure and Functions. Proc. R. Soc. London LXIV. 1899.

881. ——, On the Gastric Gland of Mollusca and Decapod Crustacea: its Structure and Functions. Philos. Trans. R. Soc. London CXCIII. 1900.

882. **Marceau, F.,** Sur la structure du coeur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. Compt. rend. ac. Paris CXXXVIII. 1904. Bull. soc. Philom. VI. 1904.

883. **Mark, E. L.,** Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris Binney. Bull. Mus. Comp. Zool. VI. 1879—80.

884. **Mayer, C.,** Anatomie einer linksgewundenen Schnecke (Helix pomatia), mit angehängten Beobachtungen von analogen Abweichungen. Annal. d. Wetter. Gesellsch. f. d. ges. Naturk. IV. 1819.

885. **Meisenheimer, J.,** Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. System. XXV. 1907.

886. **Mendel, L. B.** and **H. C. Bradley,** Experimental studies of the physiology of Molluscs. I. und II. Amer. journ. physiol. XIII und XIV. 1905.

887. **Moquin-Tandon, A.,** Mémoire sur l'organe de l'odorat chez les Gastéropodes terrestres et fluviatiles. Ann. Sc. nat. (3) Zool. XV. 1851.

888. ——, Nouvelles observations sur les tentacules des Gastéropodes terrestres et fluviatiles bitentaculés. Journ. de Conchyl. II. 1851.

889. ——, De l'organe de l'odorat chez les Gastéropodes terrestres à tentacules oculés. Journ. de Conchyl. II. 1851.

890. ——, Observations sur le capreolus des Hélices. Journ. de Conchyl. II. 1851.

891. ——, Observations sur la langue de la Testacellus haliotideus Faure-Big. Journ. de Conchyl. II. 1851.

892. ——, Observations sur le sang des Planorbes. Ann. Scienc. natur. 3. Sér. Zool. XV. 1851.

893. ——, Observations sur l'appareil génital de la Vitrine transparente (Vitrina pellucida Drap.). Journ. de Conchyl. III. 1852.

894. ——, Observations sur les spermatophores des Gastéropodes terrestres androgynes. Compt. rend. Ac. Sc. Paris XLI. 1855.

895. ——, Recherches anatomico-physiologiques sur l'Ancyle fluviatile (Ancylus fluviatilis Müll.). Journ. de Conchyl. III. 1852.

896. ——, Observations sur les Prostates des Gastéropodes androgynes. Journ. de Conchyl. IX. 1861. S. 1—19.

897. **Moss, W.,** A preliminary Note on the Genitalia of Hyalina (Zonitoides) nitida Müll. and H. excavata Bean. Journ. of Conchol. VIII. 1897.

898. ——— and **W. M. Webb,** On the Anatomy of Chloritis (Sulcobasis) stirophora E. A. Smith and of C. Rehsei von Martens. Journ. Malac. London V. 1896.

899. ——— ———, On the Anatomy of Bulimus sinistrorsus Deshayes. Journ. Malac. London VI. 1897.

900. ——— ———, Notes on the Anatomy of Trachycystis, Dorcasia and Isomeria. Proc. mal. Soc. London III. 1899.

901. **Moynier de Villepoix,** Sur l'accroissement de la coquille chez l'Helix aspersa. Compt. rend. CXIII. 1892.

902. ———, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'anat. et de la physiol. XXVIII. 1893.

903. **Müller, O. F.,** Von den Pfeilen der Schnecken. Schrift. d. Berl. Ges. nat. Fr. V. 1784.

904. **Murdoch, R.,** On the Anatomy of Some Agnathous Molluscs from New Zealand. Proc. mal. Soc. London IV. 1901.

905. ———, On the Anatomy of Buliminus djurdjurensis, Ancey, from the Djurdjura Mountains, Kabylia. Proc. mal. Soc. London IV. 1901.

906. ———, On the anatomy of Paryphanta fumosa Tenison-Woods. Transact. N. Zealand Inst. XXXVI. 1905.

907. ———, On the anatomy of Paryphanta urnula Pfr. . . . Proc. mal. Soc. London V. 1903. — Transact. N. Zealand Inst. XXXV.

908. **Nabias, B. de,** Cerveau et nerfs cérébraux chez Bulimus decollatus L. Anatomie macroscopique. Actes soc. linn. Bordeaux 1897.

909. ———, Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. Actes soc. linn. Bordeaux XLVII. 1894.

910. ———, Recherches sur le système nerveux des Gastéropodes pulmonés aquatiques. Cerveau des Limnées (Limnaea stagnalis). Actes Soc. Linn. Bordeaux LIV. 1899.

911. ———, Nouvelles recherches sur le système nerveux des Gastéropodes pulmonés aquatiques. Cerveau de Planorbis corneus. Compt. rend. Ass. franç. Av. Sc. 29me Sess. 1900/1901.

912. **Nalepa, A.,** Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien LXXXVII. 1883.

913. **Newton, E. T.,** On the anatomical differences observed in some species of the Helices and Limaces. Transact. microsc. soc. London XVI. 1868.

914. **Nitzsch, Chr. Ldw.,** Über einen rätselhaften Körper, welcher in den Genitalien der Helix arbustorum zur Begattungszeit gebildet wird, und über den Liebespfeil ders. Meckels Arch. f. Anat. u. Phys. 1826.

915. **Nüßlin, O.,** Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten (I. Das Vorhandensein eines Verbindungsganges zwischen Niere und Pericardialraum... bei Helix und Arion). Karlsruhe 1879.

916. **Overton, H.,** Some notes on the so-called appendix of Helicella barbara (L.). Proc. mal. soc. London V. 1903.

917. ———, Notes on the anatomy of the generative organs of Ariophanta juliana Gray. Journ. Mal. XI. 1904.

918. **Paasch, Alex.,** Über das Geschlechtssystem u. über die Harn bereitenden Organe einiger Zwitterschnecken. Arch. f. Naturg. IX. 1843.

919. **Pace, S.,** Notes on the anatomy of Bulimulus auris-sciuri Guppy. Proc. mal. soc. London I. 1894.

920. ———, Notes on the anatomy of Natalina Trimeni Melv. and Pons. Proc. mal. soc. London I. 1895.

921. ——— , Note on the anatomy of Buliminus Procteri etc. Proc. mal. soc. London I. 1895.

922. **Pace, S.,** Note on the anatomy of Thersites (Hadra) bipartita (Fér.). Proc. mal. soc. London IV. 1901.
923. **Panceri,** Differenze anatomiche tra l'Helix pomatia e l'Helix fucorum. Giorn. di Malacol. Anno I. 1853.
924. **Pappenheim,** Sur les organes sexuels du Colimaçon. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1848.
925. **Paravicini, Gius.,** Ricerche anatomiche ed istologiche sul bulbo faringeo dell' Helix pomatia. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino XI. 1896.
926. ——, Organi genitali anomali nell' Helix pomatia. Boll. scient. Pavia XX. 1898.
927. ——, Sulla minuta innervazione del canale digerente dell' Helix pomatia L. Boll. scient. Pavia XX. 1898.
928. ——, Nota sulla rigenerazione della conchiglia di alcuni gasteropodi polmonati. Atti Soc. ital. Sc. nat. Mus. civ. St. nat. Milano XXXVIII. 1899.
929. **Pearl, R. and M. M. de Witt,** Certain reactions of the common slug Agriolimax campestris. 3. Report Mich. ac. sc. 1904.
930. **Pégot, G.,** Observations sur la présence d'un triple appareil copulateur chez un Helix pomatia. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LII. 1900.
931. **Pelseneer, P.,** Les organes génitaux de Auricula. Proc. verb. soc. mal. Belg XXII. 1895.
932. ——, Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. Zool. Anz. XIX. 1896.
933. ——, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. cour. Acad. Sc. Belg. LVII. 1899.
934. ——, Études sur les Gastropodes pulmonés. Mém. ac. r. de Belgique LIV. 1901.
935. **Perrier, E. et C. Gravier,** Sur les causes physiologiques qui ont déterminé la constitution du type Mollusque. Compt. rend. CXXXVI. 1903.
936. **Petit, L.,** Sur les mouvements de rotation provoqués par la lésion des ganglions sous-oesophagiens chez les escargots (Helix aspersa). Compt. rend. CVI. 1888.
937. ——, Sur les mouvements de rotation déterminés chez les Helix par l'ablation d'un des ganglions sous-oesophagiens. Actes Soc. Linn. Bordeaux XLI. 1888.
938. ——, Effet de la section médiane du cerveau des Escargots. Actes Soc. Linn. Bordeaux XLV. 1893.
939. **Pfeffer, G.,** Anatomische Untersuchungen des Parmarion Kerstenii Mart. Jahrb. d. d. mal. Ges. IV. 1877.
940. ——, Anatomische Untersuchung der Achatinella vulpina. Jahrb. d. d. mal. Ges. IV. 1877.
941. ——, Beiträge zur Naturgeschichte der Lungenschnecken. Die Zonitiden. Halle 1877. Die Agnathen. Jahrb. d. d. mal. Ges. V. 1888. Die Gattung Cochlostyla. Ibid.
942. ——, Vorläufige Notiz über den Kiefer der sog. Agnathen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. X. 1878.
943. ——, Beiträge zur Kenntnis des Hermaphroditismus und der Spermatophoren bei nephropneusten Gastropoden. Arch. f. Naturg. XLIV. 1878. S. 420—427.
944. **Phisalix, C.,** Observations sur le sang de l'escargot (Helix pomatia). Reduction de l'hémocyanine. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LII. 1900.
945. **Piéron, H.,** La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. Compt. rend. ac. Paris CXLVII. 1908. P. 279.
946. **Pilsbry, H. A.,** On the anatomy of Aerope and Zingis. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1889. 1890.
947. ——, Anatomy of West Indian Helices. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1892.
948. ——, On the Anatomy of Sagda, Cysticopsis, Aegista and Dentellaria. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1892.

949. **Pilsbry, H. A.**, Note on the Anatomy of the Helicoid Genus Ashmunella. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1900.
950. ——, The Anatomy of the Subgenus Beddomea and the Relationships of the Genus Amphidromus. Proc. mal. soc. London IV. 1901.
951. ——, Anatomical and systematical notes on Dorcasia, Trigonephrus n. g., Corilla, Thersites and Chloritis. Proc. mal. soc. London VI. 1905.
952. —— and **E. G. Vanatta**, Anatomical Notes on Certain West American Helices. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1898.
953. —— ——, Revision of the North American Slugs: Binneya, Hemphillia, Hesperarion, Prophysaon and Anadenulus. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1898.
954. **Plate, L.**, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jahrb. Anat. IV. 1891.
955. ——, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pulmonaten. Zool. Jahrb. Anat. VII. 1893.
956. ——, Anatomie des Bulimus ovatus Sow. und des Bulimus proximus Sow. Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr. Berlin 1896.
957. ——, Über primitive (Pythia scarabaeus [L.]) und hochgradig differenzierte (Vaginula gayi Fischer) Lungenschnecken. Verh. deutsch. zool. Ges. 7. Vers. 1897.
958. —— , Über einen neuen Typus der Lungenatmung, die Niere und ein subcutanes Sinnesorgan der Nacktschnecken aus der Familie der Janelliden. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1897.
959. ——, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden (Janella schauinslandi n. sp. und Aneitella berghi n. sp.). Zool. Jahrb. Abt. Anat. XI. 1898.
960. **Platner, G.**, Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat. XXVII. 1886.
961. **Poirier, J.**, Etude anatomique de l'Estria Alluaudi, nouvelle espèce de Limacien africain. Mém. soc. philom. Paris centen. sc. nat. 1889.
962. **Pollonera, C.**, Appunti anatomici in appoggio ad una classificazione dei Molluschi geofili del Piemonti. Boll. soc. mal. ital. XII. 1887.
963. **Pompilian**, Sur la contraction musculaire de l'Escargot. Compt. rend. Soc. Biol. Paris (11) I. 1899.
964. ——, Temps de réaction nerveuse chez les mollusques. Compt. rend. Soc. Biol. Paris (11) I. 1899.
965. **Randles, W. B.**, On the Anatomy of the Genus Acavus, Montfort. Proc. mal. soc. London IV. 1900.
966. **Récluz, C.**, Observations sur le goût des Limaces pour les champignons. Revue zool. 1841.
967. **Reeve, Lovell**, On the structure of the Mantle of Testacella. Journ. Proc. Linn. Soc. London Zool. VI. 1862.
968. **Richard, J.**, Recherches physiologiques sur le coeur des Gastéropodes pulmonés. Revue d'Auvergne 1886 u. Trav. labor. zool. Girod I.
969. **Robert, A.**, Remarques sur la progression des Rhipidoglosses. Bull. soc. zool. France XXXII. 1907. (Allgemeine Beziehungen.)
970. **Robertson, Ch.**, On the Organs of Circulation of the roman snail (Helix pomatia). Ann. nat. hist. (3) XIX. 1867.
971. **Rouzaud, H.**, Mémoire intéressant l'anatomie, l'histoire et la physiologie de l'appareil générateur de Zonites algirus. Assoc. franç. pour l'av. des sc. Compt. rend. VIII. Sess. 1880.
972. **Rücker, A.**, Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. Oberhess. Ges. f. Nat.- und Heilkunde 1889.
973. **Saint-Simon, A.**, Observations sur le coeur des Limnéens. Journ. de Conchyl. III. 1852.
974. ——, Sur l'anatomie de l'Helix lychnuchus. Journ. de Conchyl. IV. 1853.

975. **Saint-Simon, A.,** Observations sur le talon de l'organe de la glaire des Hélices. Journ. de Conchyl. IV. 1853.
976. ——, Note sur l'anatomie de l'Helix constricta Boubée. Journ. de Conchyl. XV. 1867.
977. ——, Note sur la mâchoire et le ruban lingual de quelques Vertigo etc. Bull. soc. d'hist. nat. Toulouse XI. 1876. XII. 1878.
978. ——, Anatomie de l'Helix cantabrica. Bull. soc. d'hist. nat. Toulouse XIV. 1880.
979. **Sander, H.,** Von geköpften Schnecken (Helix pomatia L.). Der Naturforscher. St. 16. 1781.
980. **Sanders, A.,** Anatomy of Helix aspersa. Quart. journ. micr. sc. N. S. IV. 1864.
981. ——, On the Anatomy of the generative organs in certain Pulmogasteropoda. Trans. micr. soc. London. N. S. XIII. 1868.
982. ——, Zoosperms in the ovaria of Pulmogasteropoda. Quart. journ. micr. sc. N. S. IV. 1864.
983. **Sandford, E.,** Experiments to test the strength of snails (Helix aspersa). Zoologist (3) X. 1886.
984. **Sarasin, P.,** Über die Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. Arb. zool.-zoot. Instit. Würzburg VI. 1884.
985. **Schacko, G.,** Kiefer und Zunge der Helix pygmaea. Mal. Bl. XX. 1873.
986. ——, Die Zungenbewaffnung der Gattung Amphibola. Jahrb. d. d. mal. Ges. V. 1878.
987. **Schepman, M. M.,** Die Zungen der Hyalinen. Jahrb. d. d. mal. Ges. IX. 1882.
988. **Schmidt, A.,** Über d. Pfeile einiger Helixarten. Zeitschr. f. Malacozool. VII. 1850.
989. ——, Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren in taxonomischer Hinsicht gewürdigt. Mit 14 lith. Taf. Abhandl. d. naturwiss. Ver. f. Sachsen u. Thür. I.
990. ——, Über die Pfeile der Helices. Zeitschr. f. Malacozool. X. 1853.
991. **Schuberth, O.,** Beiträge zur vergl. Anatomie des Genitalapparates von Helix mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. Arch. f. Naturg. LVIII. 1892.
992. **Schulz, N.,** Über das Vorkommen von Gallenfarbstoffen im Gehäuse von Mollusken. Zeitschr. Physiol. III. 1903.
993. **Semper, C.,** Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Pulmonaten. Zeitschrift f. wiss. Zool. VIII. 1857.
994. ——, Zur Anatomie der Glandina algira Brug. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
995. ——, Über die Wachstumsbedingungen des Lymnaeus stagnalis. Arb. zool.-zoot. Instit. Würzburg I. 1874.
996. ——, Über Schneckenaugen vom Wirbeltiertypus nebst Bemerkungen üb. einige andere biologische Eigentümlichkeiten verschiedener Cephalophoren. Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877. S. 128—124.
997. ——, Anatomische Beschreibung von Caracollus marginella. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XII. 1880.
998. ——, Anatomische Beschreibung von Helicophanta magnifica Fér. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XII. 1880.
999. ——, Einige Bemerkungen über den Kalksack des Samenleiters der Zonitiden. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XII. 1880.
1000. ——, Reisen im Archipel der Philippinen. II. Teil. Wissensch. Resultate. III. Band nebst Ergänzungsheft.
1001. **Seyllière, G.,** Sur l'hydrolyse diastatique de la xylane. Compt. rend. ac. Paris CXLI. 1905.
1002. ——, Sur la présence de la xylanase chez différents mollusques gastéropodes. Compt. rend. soc. biol. LIX. 1905.
1003. **Sharp, B.,** Beiträge zur Anatomie von Ancylus fluviatilis O. F. M. und Ancylus lacustris Geoffr. Würzburg 1884.

1004. Sicard, H., Sur la connection qui existe entre le système nerveux et le système musculaire dans les Hélices. Compt. rend. LXXV. 1872.
1005. ——, Recherches anatomiques et histologiques sur le Zonites algirus. Ann. sc. nat. (6) Zool. I. 1874.
1006. Siegert, L., Vorläufige Mitteilung über die anatomische Untersuchung einiger Vaginula-Arten. Zool. Anz. XX. 1897.
1007. Simroth, H., Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle von Limax cinereoniger Wolf. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXII. 1879. S. 284—322.
1008. ——, Die Tätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken Ibid. XXX. Suppl. 1878. S. 166—224.
1009. ——, Über das Geruchsorgan der Parmacella Olivieri. . . . Zool. Anz. V. 1882.
1010. ——, Anatomie der Elisa bella Heyn. Jahrb. d. d. mal. Ges. X. 1883.
1011. ——, Anatomie der Parmacella Olivieri Cuv. Jahrb. d. d. mal. Ges. X. 1883.
1012. ——, Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova acta Leop. LIV. 1889.
1013. ——, Über einige Vaginula-Arten. Zool. Jahrb. System. V. 1891.
1014. ——, Über das Vaginulidengenus Atopos. Zeitschr. f. wiss. Zool. LII. 1891.
1015. ——, Über einige Parmarion-Arten. Zool. Ergebn. Reise Niederl.-Ostindien Weber 1893.
1016. ——, Über die Niere der Pulmonaten. Aus Sempers Nachlaß. Semper, Reisen im Archipel der Philipp. III. 1894.
1017. ——, On Neohyalimax brasiliensis, n. gen., n. sp. (allied to Hyalimax), from Brazil. Proc. mal. soc. London II. 1896.
1018. ——, Über bekannte und neue Urocycliden. Abh. Senckenb. nat. Ges. XIX. 1896.
1019. ——, Über einen Fall von Riesenwuchs bei Helix pomatia. Sitz.-Ber. nat. Ges. Leipzig 22/23. 1897.
1020. ——, Nacktschnecken aus dem Malaiischen Archipel. (Kükenthal, Ergebn. zool. Forschungsreise Molukken Borneo, Tl. 2.) Abh. Senckenb. nat. Ges. XXIV. 1897.
1021. ——, Über die Gattungen Parmacochlea, Parmarion und Microparmarion. Zool. Jahrb. System XI. 1898.
1022. ——, Über eine merkwürdige neue Gattung von Stylommatophoren. Zool. Anz. XXV. 1901.
1023. ——, Über die von Herrn Dr. Mrázek in Montenegro gesammelten Nacktschnecken etc. Sitzgsber. böhm. Ges. 1904.
1024. ——, Über Ostracolethe und einige Folgerungen für das System der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXVI. 1904.
1025. ——, Über die von Herrn Dr. Neumann in Abessinien gesammelten aulacopoden Nacktschnecken. Zool. Jahrb. System. XIX. 1904.
1026. Sochaczewer, D., Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. 1880. S. 30—46.
1027. Sordelli, F., Notizie anatomiche sul genere Acme e su taluni parti dure della Caecilianella acicula. Atti Soc. ital. sc. nat. XIII. 1870.
1028. ——, Notizie anatomiche sul Limax etruscus Issel. Boll. malac. ital. V. 1872.
1029. Stantschinsky, W., Zur Anatomie und Systematik der Gattung Oncidium. Zool. Jahrb. System. XXV. 1907.
1030. Stepanof, P., Über Geschlechtsorgane und Entwicklung von Ancylus fluviatilis. Mém. de l'Acad. impér. St.-Pétersbourg (7) X. 1867.
1031. Sterki, V., Growth changes of the Radula of Mollusks. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1893.
1032. Stiasny, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz. XXVI. 1903.
1033. Stiebel, S., Die Freßwerkzeuge der Weinbergschnecke. (1 T.) Ann. d. Wetter. Gesellsch. f. d. ges. Naturkunde IV. 1819.
1034. Strobel, P., Dei dardi delle Elici. Giorn. di Malacol. Anno I. 1853.

1035. **Studer, Th.,** Über die Anatomie der Siphonaria redimiculum Reeve. Mitteilgn. naturf. Ges. Bern. Sitzgsber. 1881.
1036. **Suter, H.,** On the dentition of Pella Burnupi Melv. and Pons. Ann. nat. hist. (6) XIII. 1894.
1037. ——, Anatomical Notes on Medyla insculpta. Proc. mal. soc. London III. 1899.
1038. **Tate, R.,** On the Mandibles of land and freshwater Gasteropoda. Student and int. Obs. IV. 1870. S. 401—411.
1039. **Thomson, Will.,** On the dentition of the British pulmoniferous Mollusca. Report Brit. Ass. Adv. Sc. 20. Meet. 1850. Transact.
1040. ——, Remarks on the dentition of British Pulmonifera. Ann. of nat. hist. (2) VII. 1851.
1041. **Treviranus, G.R.,** Über die anatomischen Verwandtschaften der Flußnapfschnecke Ancylus fluviatilis Drap. Tiedemann u. Trevir. Zeitschr. f. Physiol. IV. 1831.
1042. **Troschel, F. H.,** Über die Mundteile einiger Heliceen. Archiv f. Naturgesch. XV. 1849. I.
1043. **Vlès, F.,** Sur les ondes pédieuses des Mollusques reptateurs. Compt. rend. ac. sc. Paris CXLV. 1907.
1044. **Vogt, C.,** Bemerkungen über den Bau des Ancylus fluviatilis, mitgeteilt von J. Müller. Müllers Arch. f. Anat. 1841.
1045. **Vulpian, A.,** De l'action des substances toxiques dites „poissons du coeur" sur l'escargot. Compt. rend. LXXXVIII. 1879.
1046. **Webb, W. M.,** On the Anatomy and Synonymy of the Genus Mariella Gray. Proc. mal. soc. London III. 1898.
1047. **Wiegmann, Fr.,** Bemerkungen zur Anatomie der Clausilien. Jahrb. d. d. mal. Ges. V. 1878.
1048. ——, Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels. Ergebn. Reise Weber III. 1893.
1049. ——, Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien. Zootomische Untersuchungen. Ann. mus. zool. ac. sc. St. Pétersbourg 1900. — Der systematische Teil von v. Möllendorff.
1050. **Willem, V.,** Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur leur croissance. Bull. Acad. Sc. Belg. (3) XXXII. 1896.
1051. ——, Contributions à l'étude physiologique des organes de sens chez les Mollusques. Arch. de Biol. XII. 1892.
1052. **Williams, J. W.,** The red fluid emitted by Planorbis corneus. Journ. of Conchol. V. 1889.
1053. ——, The fluid emitted by Limnaea stagnalis. Journ. of Conchol. VI. 1890.
1054. **Wissel, K. v.,** Beiträge zur Anatomie der Gattung Oncidiella. Zool. Jahrb. Suppl. IV. 1898.
1055. **Woodward, M.,** On the anatomy of Natalina caffra Fér., with special reference to the buccal mass. Proc. mal. soc. London I. 1895.
1056. **Wymann, J.,** On the anatomical structure of the genera Tebennophorus Binney and Glandina Say. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. I. 1844.
1057. ——, On the anatomical structure of Glandina truncata Say. Boston Journ. Nat. Hist. IV. 1844.
1058. —— On the anatomy of Tebennophorus Carolinensis. Boston Journ. Nat. Hist. IV. P. 4. 1844.
1059. **Yung, E.,** Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot. 1887.
1060. ——, Quelques expériences nouvelles relatives au siège du sens olfactif chez les Gastéropodes Pulmonés terrestres, particulièrement chez les Hélices et les Limaces. Act. soc. Helvét. LXXXV. 1903. — Compt. rend. soc. Helvét. LXXXV. 1903.
1061. ——, Le sens olfactif de l'Escargot (Helix pomatia). Compt. rend. ac. Paris CXXXVII. 1893.

E. Histologie.

1062. **Ancel, P.,** Les corps intracytoplasmiques dans l'ovocyte d'Helix. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LIV. 1902.

1063. ——, Sur le déterminisme cyto-sexuel des Gamètes glandes génitales d'Helix pomatia sans ovocyte. Arch. Zool. expér. (3) X. 1902.

1064. ——, Sur les mouvements de la chromatine et les nucléoles pendant la période d'augmentation de volume de l'ovocyte d'Helix. Arch. Zool. expér. (3) X. 1902.

1065. ——, Sur le déterminisme cyto-sexuel des gamètes. Période de différenciation sexuelle dans la glande hermaphrodite de Limax maximus. Arch. Zool. expér. 1903.

1066. ——, Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. Biol. XIX. 1903.

1067. **André, E.,** Sur le tégument du Zonites cellarius. Zool. Anz. XVI. 1893.

1068. ——, Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. Rev. Suisse zool. II. 1894.

1069. ——, Organes de défense tégumentaires chez le Zonites (Hyalinia) cellarius Gray. Zool. Anz. XXI. 1898.

1070. ——, La fossette triangulaire caudale des Arions. Rev. Suisse zool. V. 1898.

1071. ——, Organes de défense tégumentaires des Hyalinia. Rev. Suisse zool. VIII. 1900.

1072. **Angel, P.,** Sur les premières phases du développement de la glande génitale et du canal hermaphrodite chez „Helix pomatia". (Note préliminaire.) Bibl. anat. Nancy X. 1902.

1073. **Babuchin, A.,** Über den Bau der Netzhaut einiger Lungenschnecken. Wiener Sitzgsber. math.-naturw. Kl. LII. 1866.

1074. **Batelli, A.,** Studio istologico degli organi sessuali complementari in alcuni Molluschi terrestri. Atti Soc. Tosc. sc. nat. Pisa. Mem. IV. 1879. S. 203—205.

1075. **Bergh, R. S.,** Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anat. Hefte X. 1898.

1076. **Bisogni, C.,** Le terminazioni nervose nelle fibre lisce delle tuniche muscolari del tubo digerente del Limax subfuscus (Lin.) e del Limax agrestis (Lin.). Anat. Anz. XII. 1896.

1077. **Bochenek, A.,** L'anatomie fine de la cellule nerveuse d'Helix pomatia Lin. Compt. rend. Ass. Anat. 3me Sess. 1901.

1078. **Bonardi, E.,** Contribuzione all' histologia del sistema digerente dell' Helix pomatia. Atti Acc. Torino XIX. 1884.

1079. **Contejean, Ch.,** Sur l'épithelium de la face interne du poumon du colimaçon. Bull. soc. philom. Paris (8) III. 1892.

1080. **Duval, M.,** Recherches sur la spermatogenèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés. Rev. sc. nat. Montpellier VII. 1878.

1081. **Edwards, A. M.,** Odontophores and their Preparation. The Microscope IV. 1896.

1082. **Ellermann, W.,** Über die Struktur der Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anz. XVI. 1899.

1083. **Fusita, T.,** On the formation of the germinal layers in Gastropoda. Journ. Coll. Tokyo XX. 1904.

1084. **Glaser, O. C.,** Excretory activities of the nuclei of Gastropod embryos. Amer. Natural. XXXVIII. 1904.

1085. **Godlewski, E.,** Über mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia L. Bull. internat. Acad. Sc. 1897.

1086. ——, Über die Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia L. (Vorl. Mitt.) Anz. Akad. Wiss. Krakau 1897.

1087. ——, Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Anz. Akad. Wiss. Krakau 1897.

1088. **Gratiolet, Pierre,** Observations sur les Zoospermes des Hélices. Journ. de Conchyl. I. 1850.
1089. **Havet, J.,** Note préliminaire sur le système nerveux des Limax. Anat. Anz. XVI. 1899.
1090. **Henchmann, A. P.,** The Eyes of Limax maximus. (Amer. morph. Soc.) Science. N. S. V. 1897.
1091. **Hesse, R.,** Über die Retina des Gastropodenauges. Verh. d. d. Zool. Ges. XII. 1903.
1092. **Holmgren, E.,** Weitere Mitteilungen über die „Saftkanälchen" der Nervenzellen. Anat. Anz. XVIII. 1900.
1093. **Hugi, Fr. Jos.,** Über die Eier von Limnaeus. Isis. 1823.
1094. **Keferstein, W.,** Über den feineren Bau der Augen der Lungenschnecken. Göttinger Nachrichten. 1864.
1095. **Korff, K. v.,** Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. LIV. 1899.
1096. **Laurent,** Observations sur le développement des oeufs de la Limace (grise) flavus et de la Limace rouge. Compt. rend. Ac. Sc. Paris III. 1835. IV. 1837.
1097. **Lee, A. B.,** La régression du fuseau caryocinétique, le corps problématique de Platner et le ligament intercellulaire de Zimmermann dans les spermatocytes des Helix. La Cellule XI. 1895.
1098. ——, Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia. La Cellule XIII. 1897.
1099. ——, Les „Sphères attractives" et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. La Cellule XVI. 1898.
1100. ——, Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. La Cellule XX. 1902.
1101. **Legendre, R.,** Note sur la nature des canalicules de Holmgren des cellules nerveuses d'Helix. Bull. soc. Philom. VII. 1905.
1102. ——, Sur la présence de granulations dans les cellules nerveuses d'Helix aspersa et leur cylindraxe. Compt. rend. soc. biol. LIII. 1905.
1103. ——, Sur la nature du Trophospongium des cellules nerveuses d'Helix. Ibid.
1104. ——, Nature pathologique des canalicules de Holmgren des cellules nerveuses. Compt. rend. ac. Paris CXLI. 1905.
1105. **Lendenfeld, R. v.,** Preliminary report on the histological structure of the dorsal papillae of certain species of Onchidium. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales X. 1885.
1106. **Linville, H. R.,** Maturation and Fertilization in Pulmonate Gasteropods. Bull. Mus. comp. Zool. XXXV. 1900.
1107. **McClure, C. F. W.,** On the Presence of Centrosomes and Attraction Spheres in the Ganglion Cell of Helix promatia with Remarks upon the Structure of the Cell Body. Princeton Coll. Bull. VIII. 1896.
1108. ——, The finer structure of the Nerve cells of Invertebrates. I. Gastropoda. Zool. Jahrb. Abt. Anat. XI. 1897.
1109. **Mirabella, R.,** Osservazioni sull' accrescimento degli Oociti di Helix aspersa. Monit. zool. it. XIII. Suppl. 1902.
1110. **Monti, Rina,** Su la fina struttura dello stomaco dei gasteropodi terrestri. Rend. Ist. lomb. (2) XXXII. 1899.
1111. ——, Le ghiandole salivari dei Gasteropodi terrestri. Mem. Ist. lombard. Cl. Sc. mat. nat. XVIII. 1899.
1112. ——, Sulle ghiandole salivari dei gasteropodi terrestri nei diversi periodi funzionali. Rend. Ist. lomb. (2) XXXII. 1899.
1113. **Murray, J. A.,** Contributions to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — Helix and Arion. Zool. Jahrb. Abt. Anat. XI. 1898.

1114. **Nalepa, A.,** Die Intercellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. Anz. Ak. Wiss. 1883. XXIV. — Sitzgs.-Ber. Ak. Wien LXXXVIII. 1884.

1115. **Nusbaum, J.,** Die Entstehung des Spermatozoons aus der Spermatide bei Helix lutescens Ziegl. Anat. Anz. XIII. 1899.

1116. **Obst, P.,** Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVI. 1899.

1117. **Pacaut, M.,** Sur deux propriétés diastatiques de la salive de l'Escargot (Helix pomatia). Compt. rend. soc. biol. LIX. 1905.

1118. —— et **P. Vigier,** Notes cytologiques sur les glandes salivaires d'Helix pomatia. Anat. Anz. XXVII. Ergänzungsheft. 1905.

1119. —— ——, Notes cytologiques sur les glandes salivaires d'Helix pomatia. I. Formations chromophiles (ergastoplasme, chondriomites). Bibliogr. anat. XIV. 1905.

1120. —— ——, Les glandes de Nalepa (glandes salivaires antérieures) de l'Escargot. Compt. rend. soc. biol. LX. 1906.

1121. —— ——, La salive agit-elle, chez l'Escargot, dans la digestion des albuminoïdes? Ibid.

1122. —— ——, Distinctions de deux évolutions sécrétoires dans les glandes salivaires proprement dites de l'Escargot. Evolution de Mucocyte. Ibid.

1123. —— ——, Evolution du zymocyte dans les glandes salivaires proprement dites de l'Escargot. Ibid.

1124. —— ——, Sur le rôle du suc des glandes de Nalepa dans l'Escargot. Ibid.

1125. **Paravicini, Gius.,** Nota istologica sull' inserzione del muscolo columellare nell' Helix pomatia L. Atti Soc. ital. Sc. nat. Milano XXXVII. 1898.

1126. **Pilsbry, H. A.,** The Air-Breathing Mollusks of the Bermudas. Trans. Connecticut Acad. X. 1900.

1127. **Plate, L.,** Über regenerative Amitose, Degenerationserscheinungen und Phagocytose in den Atemröhren der Janellen. Arch. mikr. Anat. LI. 1898.

1128. **Platner, G.,** Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. XXV. 1885. XXVI. 1886.

1129. **Pompilian,** Cellules nerveuses du coeur de l'Escargot. Compt. rend. Soc. Biol. Paris LII. 1900.

1130. **Pouchet, F. A.,** Note sur la structure du vitellus des Limnées. Ann. franç. et étrang. d'Anat. II. 1838.

1131. ——, Über die Eier von Limnaeus. Fror. N. Not. VII. 1838.

1132. **Prenant, A.,** Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La Cellule IV. 1888.

1133. **Prowazek, S.,** Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergsschnecke (Helix pomatia). Arb. Zool. Inst. Wien XIII. 1903.

1134. **vom Rath, O.,** Fehlen den Sexualzellen der Zwitterdrüse von Helix pomatia die Centralkörper? Zool. Anz. XXI. 1898.

1135. **Rogers, Th.,** The Eggs of the Kerry Slug, Geomalacus maculosus Allman. Irish Natural. IX. 1900.

1136. **Samassa, P.,** Über die Nerven des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zool. Jahrb. Anat. VII. 1894.

1137. **Schaffer, J.,** Über den feineren Bau des sogen. Zungenknorpels der Gastropoden. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien LVI. 1906.

1138. **Schultze, Max,** Über secernierende Zellen in der Haut von Limax. Arch. f. mikr. Anat. III. 1867.

1139. **Smidt, H.,** Die Sinneszellen der Mundhöhle von Helix. Anat. Anz. XVI. 1899.

1140. — , Über die Darstellung der Begleit- und Gliazellen im Nervensystem von Helix mit der Golgi-Methode. Arch. f. mikr. Anat. LV. 1900.

1141. **Smidt, H.**, Ganglienzellen in der Schlundmuskulatur von Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. LVII. 1901.

1142. ——, Die intraepithelialen freien Nervenendigungen bei Helix und ihre Beziehungen zu Sinneszellen und Drüsen. Anat. Anz. XX. 1902.

1143. **Solbrig, A.**, Über die feinere Struktur der Nervenelemente bei den Gasteropoden. Leipzig 1872.

1144. **Steinmann, G.**, Über die Bildungsweise des dunklen Pigments bei den Mollusken, nebst Bemerkungen über die Entstehung von Kalkcarbonat. Ber. naturf. Ges. Freiburg XI. 1899.

1145. **Trambusti, A.**, Sull' innervazione del cuore nell' Helix pomatia: ricerche istologiche. Rivista internaz. med. e chir. 1886.

1146. **Tschassownikow, S.**, Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anat. Hefte XXIX. 1905.

1147. **Turpin, J. F.**, Mikroskopische Untersuchung des Eies von Helix hortensis. Fror. Not. XXXII. No. 684. 1831.

1148. ——, Analyse microscopique de l'oeuf du Limaçon. (1 T.) Ann. Scienc. natur. XXV. 1832.

1149. ——, Mikroskopische Untersuchung der Eier der Helix aspersa L. Fror. Not. XXXV. No. 753. 1832.

1150. **Vigier, P.**, Structure des fibres musculaires du coeur chez les Mollusques. Compt. rend. CXXXVIII. 1904.

1151. —— et **M. Pacaut**, Sur la présence de cellules à ferment dans les glandes salivaires d'Helix pomatia. Compt. rend. soc. biol. LIX. 1905.

1152. —— et **F. Vlès**, Structure histologique des éléments musculaires du coeur chez les mollusques. Bull. soc. zool. France XXIX. 1905.

1153. **Whasburn, F. L.**, Ookinesis in Limax maximus. Amer. Naturalist XXVIII. 1894.

1154. **Wolff, A.**, Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur der Cuticularmembranen. Anat. Anzeig. XV. 1898.

F. Ontogenie.

(Hierzu manches unter A, C, D und E.)

1155. **Bavay**, Note sur la reproduction des Helix Cooperi et H. haemastoma. Journ. de Conchyl. XXXII. 1885.

1156. **Beneden, P. J. van**, Recherches sur l'Embryogénie des Limaces. Müllers Arch. f. Anat. 1841.

1157. —— et **Ch. Windischmann**, Note sur le développement de la Limace grise (Limax agrestis L.). Bull. Ac. Brux. V. 1938.

1158. **Brandes, G.**, Die Größe der Schneckeneier. Zeitschr. Nat. LXXII. 1900.

1159. **Brock, J.**, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Pulmonaten etc. Ztschr. f. wiss. Zool. XLIV. 1885. XLVIII. 1888.

1160. **Brooks, W. K.**, Observations upon the early stages in the development of the Fresh water Pulmonates. Stud. Biol. Labor. Baltimore II. 1880.

1161. **Bruyne, C. de**, Sur l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. Mém. cour. Ac. Sc. Belg. LVI. 1897.

1162. **Byrnes, E. F.**, The Maturation and Fertilization of the Eggs of Limax. (Amer. morph. Soc.) Science. N. S. V. 1897.

1163. ——, The Maturation and Fertilization of the Eggs of Limax agrestis (Linné). Journ. Morphol. XVI. 1899.

1164. **Chemnitz, Joh. Hieron.**, Nachricht von der Fortpflanzung der linksgewundenen Weinbergschnecken. Der Naturforscher. St. 17. 1782.

1165. **Crampton, E. H.**, Reversal of cleavage in a sinistral Gastropod (Physa heterostropha). Ann. New York Ac. sc. VIII. 1894.

1166. Dujardin, Fél., Phénomènes présentés par des oeufs de limace pondus depuis peu de temps. Compt. rend. Ac. Sc. Paris V. 1837.
1167. Eisig, H., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Limnaeus. Ztschr. f. wiss. Zool. XIX. 1869.
1168. Erlanger, R. v., Bemerkungen zur Embryologie der Gastropoden. Biol. Centralbl. XIV. 1894.
1169. — , Über die Urnieren der Süßwasserpulmonaten. Verhdlgn. Ges. d. Naturf. u. Ärzte LXVI. Wien 1894. Ebenso: Arch. de biol. Gand XIV. 1895.
1170. ——, Zusätze zu meiner Übersicht der sogenannten Urnieren der Gasteropoden. Biol. Centralbl. XVIII. 1898.
1171. Fol, H., Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Compt. rend. LXXXI. 1875.
1172. Fujita, T., Preliminary Note on the Mesoderm formation of Pulmonata. Zool. Mag. Tokyo VII. 1895.
1173. Garnault, P., Sur les phénomènes de la fécondation chez l'Helix aspersa et l'Arion empiricorum. Zool. Anz. XI. 1888.
1174. Gassi, J. B., Quelques faits d'embryogénie des Ancyles, et en particulier sur l'A. capuloides Porro. Act. Soc. Linn. Bordeaux XVII. 1851.
1175. Gegenbaur, Karl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. III. 1851.
1176. ——, Entwicklung von Limax. Verhandlgn. d. phys. med. Ges. Würzburg II. 1852.
1177. Gratiolet, Pierre, Quelques faits relatifs à la génération de Helix. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1849.
1178. Henchman, A. P., Origin and development of the central nervous system in Limax maximus. Bull. mus, Comp. Zool. Harvard XX. 1891.
1179. Hogg, J., Observations on the development and growth of the Water-Snail (Limneus stagnalis). Transact. microsc. Soc. N. Ser. II. 1854.
1180. Holmes, S. J., Preliminary Account of the Cell Lineage of Planorbis. Zool. Bull. I. 1897.
1181. —— , The Early Development of Planorbis. Journ. Morphol. XVI. 1900.
1182. Jacquemin, E., Vorläufiger Bericht meiner Untersuchungen über die Entwicklung des Planorbis corneus u. Limnaeus palustris. Isis 1834.
1183. —— , Sur le développement du Planorbis corneus et marginatus. L'Institut III. Nr. 98. 1835.
1184. —— , Sur le développement du Limnaeus palustris. L'Institut III. Nr. 98. 1835.
1185. —— , Mémoire sur le développement du Planorbis corneus. Minerve du Nord III. 1836.
1186. ——, Sur le développement de l'embryon du Planorbis. L'Institut IV. No. 144. 1836. No. 145.
1187. Jhering, H. v., Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Zugleich ein Beitrag zur vergl. Anatomie und Phylogenie der Pulmonaten. Jen. Ztschr. f. Naturw. IX. 1875.
1188. Jourdain, S., Sur le développement du tube digestif des Limaciens. Compt. rend. XCVIII. 1884.
1189. —— , Sur les organes segmentaires et le podocyste des embryons de Limaciens. Ibid.
1190. ——, Sur le système nerveux des embryons de Limaciens et sur la relation des otocystes avec le système. Compt. rend. C. 1885.
1191. Joyeux-Laffuie, J., Organisation et développement de l'Oncidie. Arch. zool. expér. X. 1883.
1192. Karsch, A. F. F., Die Entwicklungsgeschichte des Limneus stagnalis, ovatus u. palustris, nach eigenen Beobachtungen dargestellt. Arch. f. Nat. XII. 1846. I.

1193. **Klotz, J.**, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Limnaeus. Jen. Ztschr. f. Naturw. XXIII. 1889.
1194. **Kofoid, C. A.**, On some laws of cleavage in Limax. Proc. Amer. ac. sc. XXIX. 1894.
1195. ——, On the early development of Limax. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard XXVII. 1895.
1196. **Lankester, E. Ray**, Observations on the development of the Pond-snail (Limnaeus stagnalis) and on the early stages of other Mollusca. Quart. journ. micr. Soc. N. S. XIV. 1874.
1197. **Laurent**, Recherches sur le développement des Limaces et autres Mollusques et considérations générales sur la zoogénie. Ann. franç. et étrang. d'Anat. II. 1838.
1198. ——, Sur le développement du Limax agrestis. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1842.
1199. **Mark, E. L.**, Maturation, fecundation and segmentation of Limax agrestis Binney. Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge VI. 1882.
1200. **Mead, A. D.**, The Cell Origin of the Prototroch. Bioll. Lect. Woods Holl. 1898.
1201. **Meisenheimer, J.**, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. I. Teil. Furchung und Keimblätterbildung. Aus dem zool. Inst. Marburg. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII. 1896/98.
1202. ——, Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXV. 1899.
1203. **Meudon, P. de**, Sur les organes rénaux des embryons d'Helix. Compt. rend. XCVIII. 1884.
1204. **Nekrassow, A.**, Einige Bemerkungen über das Entstehen der Urniere bei Limnaea. Zool. Anz. XXII. 1899.
1205. **Nourry, Marcel**, Observations embryogéniques de la Limnaea stagnalis. Compt. rend. Ass. franç. Avanc. Sc. 27me Sess. 1899.
1206. **Paravicini, G.**, Sullo sviluppo della ghiandola albuminica dell' apparato riproduttore dell' Helix pomatia. Rend. Ist. lomb. (2) XXXII. 1899.
1207. **Pérez, J.**, Sur la descente des ovules dans le canal de la glande hermaphrodite chez les Hélices. Compt. rend. CVIII. 1889.
1208. **Pötzsch, O.**, Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb. Anat. XX. 1904.
1209. **Pouchet**, Note sur le développement de l'embryon des Limnées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris VII. 1838.
1210. **Prévost, C.**, De la génération chez le Limnée (Limnaea palustris). Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève IV. 1828.
1211. **Quatrefages, A. de**, Mémoire sur l'embryogénie de Planorbes et de Limnées. Ann. Scienc. natur. 2. Sér. Zool. II. 1834.
1212. **Rabl, C.**, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. IX. 1875.
1213. ——, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. V. 1879.
1214. ——, Über den „pedicle of invagination" und das Ende der Furchung von Planorbis. Ibid. VI. 1880.
1215. **Reinhardt, O.**, Zwillingseier von Schnecken (Amphipeplea glutinosa Müll.). Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin. 1887.
1216. **Rouzaud, H.**, Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Montpellier 1885.
1217. **Sarasin, P. und Fr.**, Zur Entwicklungsgeschichte der ceylanesischen Helix Waltoni R. Zool. Anz. X. 1887. Ausführlich in: Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon I.

1218. **Schiemenz, P.**, Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gasteropoden. Biol. Centralbl. VII. 1888.
1219. **Schimkewitzsch, W.**, Sur le développement du coeur des Mollusques pulmonés d'après les observations de M. Schalfeew. Zool. Anz. XI. 1888.
1220. **Schmidt, F.**, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwicklung des Nervensystems. 1891.
1221. ——, Die Entwicklung des Centralnervensystems der Pulmonaten. Sitzgs.-Ber. Naturf. Ges. Dorpat IX. 1891.
1222. ——, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Anat. VII. 1894.
1223. ——, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Anat. VIII. 1895.
1224. **Schmidt, Oskar**, Über die Entwicklung von Limax agrestis. Müllers Arch. f. Anat. 1851.
1225. **Semper, C.**, Über Brocks Ansichten über Entwicklung des Mollusken-Genitalsystems. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg VIII. 1881.
1226. **Simroth, H.**, Über die Genitalentwicklung der Pulmonaten und die Fortpflanzung des Agriolimax laevis. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLV. 1888.
1227. **Stiebel, S.**, Über die Entwicklung der Teichhornschnecke (Limneus stagnalis). Meckels Deutsch. Arch. f. Physiol. I. 1815. II. 1816.
1228. **Wiegmann, F.**, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Reibeplatte und des Kiefers bei den Landschnecken. Jahrb. d. d. mal. Ges. III. 1876. S. 193—236.
1229. **Wierzejski, A.**, Embryologie von Physa fontinalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXIII. 1905.
1230. ——, Über die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis L. Biol. Centralbl. XVII. 1897.
1231. **Wolfson, W.**, Die embryonale Entwicklung von Limnaeus stagnalis. Auszug aus der russischen Arbeit. Bull. Ac. imp. St.-Pétersbourg XX. 1880.

G. Faunen.

(Hierher viele Nummern aus dem vorigen Bande.)

1232. **Adams, A.**, On the species of Helicidae found in Japan. Ann. Nat. hist. (4) I. 1868.
1233. **Adams, L. E.**, Land and Freshwater Mollusca of the Ballycastle District. Irish Nat. VI. 1897.
1234. ——, The Census of the British Land and Freshwater Mollusca. Journ. of Conchol. X. 1902.
1235. **Ailly, A. d'**, Contributions à la connaissance des Mollusques terrestres et d'eau douce de Kaméroun. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. XXII. 1896.
1236. **Albers, J. Chr.**, Über die auf Madera lebenden Vitrinen. Zeitschr. f. Malacozool. X. 1853.
1237. **Ancey, C. F.**, Faunes malacologiques de l'Afghanistan et de Bélouchistan. Bull. soc. zool. France XVIII. 1893.
1238. ——, Contributions towards the Knowledge of the Mollusca of Madagascar. Nautilus XVI. 1902.
1239. ——, Addenda au relevé des Mollusques terrestres et fluviatiles de la Péninsule arabique. Journ. de Conchyl. LIII. 1906.
1240. **Andreae, A.**, Land- und Süßwasserschnecken aus Central- und Ostasien. Futterer, Durch Asien 1903.
1241. **Angus, G. Fr.**, On the land-shells of South Australia. Proc. Zool. Soc. London 1863. S. 519—523.
1242. **Babor, J. F.**, Über die von Herrn Dr. H. Rebel im Jahre 1896 in Ostrumelien gesammelten Nacktschnecken. Ann. nat. Hofmus. Wien XIII. 1898.

1243. **Babor, J. F.**, Über die Nacktschnecken der Grazer Umgegend. Verh. deutsch. zool. Ges. 10. Vers. 1900.
1244. ——, Ergebnisse einer naturwissenschaftlichen Reise zum Erdschias-Dagh (Kleinasien). Nacktschnecken. Ann. nat. Hofmus. Wien XXII. 1906.
1245. **Bailey, G. W.**, The landsnails of New Brunswick. Bull. soc. N. Brunswick XI. 1905.
1246. **Baker, F. C.**, On a collection of Mollusks from Grand Tower, Illinois. Nautilus XI. 1897.
1247. ——, The Molluscan Fauna of Western New York. Trans. Acad. Sc. St. Louis VIII. 1898.
1248. ——, On a Collection of Fresh-Water Shells from Rhode-Island. Nautilus XIII. 1900.
1249. ——, A Revision of the Physae of Northeastern Illinois. Nautilus XIV. 1900.
1250. **Baldwin, D. D.**, Description of new Species of Achatinellidae from the Hawaiian islands. Nautilus XIX. 1906.
1251. **Bartsch, P.**, The Urocoptid mollusks from the Mainland of America in the Collection of the United States national Museum. Proc. U. S. nat. Mus. XXXI. 1906.
1252. ——, Notes on the fresh-water mollusk Planorbis magnificus and descriptions of two new forms of the same genus from the Southern States. Proc. U. St. nat. Mus. XXXIII. 1908.
1253. **Baudon, A.**, Monographie des Succinées françaises. Journ. de Conchyl. XXV. 1877. XXVII. 1879.
1254. **Bavay, M.**, Sur deux mollusques établissant un lien nouveau entre la faune américaine et la faune chinoise. Bull. Soc. zool. France XXIV. 1899.
1255. **Beddome, R. K.**, Notes on Indian and Ceylonese species of Glessula. Proc. mal. soc. London VII. 1906.
1256. **Bellini, Raff.**, I molluschi extramarini dell' isola di Capri. Boll. Soc. zool. ital. I. 1900.
1257. **Benson, W. H.**, Descriptions of 4 new Asiatic species of the genus Pupa of Draparnaud. Ann. nat. hist. (2) IV. 1849.
1258. ——, Characters of new East Indian and South African Helices. Ann. nat. hist. V. 1850. VII. 1851. IX. 1852.
1259. ——, Characters of several Helices from West Australia and the Mauritius; with notes on some species of Cyclostoma from Borneo. Ann. nat. hist. XI. 1853.
1260. ——, Description of Lanystoma tubiferum, a Burmese form related to the genus Anostoma of Lamarck. Ann. nat. hist. (2) XVII. 1856.
1261. ——, Descriptions of one Indian and 9 new Burmese Helices, and notes on two Burmese Cyclostomaceae. Ann. nat. hist. XVIII. 1856.
1262. ——, On new species of Bulimus from India, Burma and the Mauritius. Ann. nat. hist. (2) XIX. 1857.
1263. ——, Characters of a gigantic Helix from Southern India etc. Ann. nat. hist. (3) VII. 1861. Ähnlich ibid. XIII. 1864.
1264. ——, Characters of Coelostele, an undescribed genus of Auriculacea (?), and of species of Helix, Pupa and Ancylus, from India, West Africa and Ceylon. Ann. nat. hist. (3) XIII. 1874. S. 136—140.
1265. ——, Verwandte Aufsätze ibid. 1862—1865.
1266. **Bielz, E. A.**, Revision der Nacktschnecken Siebenbürgens. Verh. u. Mitteil. d. siebenb. Ver. f. Naturw. Hermannstadt XIV. 1863.
1267. **Binney, A.**, A Monograph of the Helices inhabiting the United States. Boston Journ. Nat. Hist. I. 1837. III. 1841.
1268. ——, Descriptions of American Limacidae. Boston 1842.

1269. **Binney, A.**, On the species of Pupa found in the United States. Proceed. Boston Zool. Soc. Nat. Hist. I. 1844.
1270. ——, A Supplement to the terrestrial Mollusks of the United States etc. Boston Journ. Nat. Hist. VII. 1883. S. 1—207.
1271. **Binney, W. G.**, Catalogue of the terrestrial air-breathing Molluscs of North America etc. Bull. Mus. compar. Zool. III. 1876.
1272. ——, The terrestrial air-breathing Mollusks of the United states and the adjacent territories of North America. Ibid. IV. 1878.
1273. **Biolley, P.**, Moluscos terrestres y fluviatiles de la meseta central de Costa Rica. San José 1897. 8°. 18 pp.
1274. **Bland, Th. and W. G. Binney**, On the systematic arrangement of North American terrestrial Mollusks. Ann. Lyc. nat. hist. New York X. 1879. S. 158—170.
1275. **Blanford, W. T.**, Notes on some Indian and Mascarene Land-Shells. Ann. nat. hist. (4) III. 1869. S. 340—344.
1276. ——, Monograph of Himalayan, Assamese, Burmese and Cingalese Clausiliae. Journ. ac. soc. Bengal XLI. 1872.
Dazu F. Stoliczka. Ibid.
1277. ——, On Some Species of Shells of the Genera Streptaxis and Ennea from India, Ceylon and Burma. Proc. zool. soc. London. 1899.
1278. **Bock, C.**, List of Land and Freshwater Shells collected in Sumatra and Borneo. Proc. zool. soc. London. 1881.
1279. **Böttger, C.**, Die Land- und Süßwasserconchylienfauna der deutschen nordfriesischen Inseln. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1907.
1280. **Böttger, O.**, Aufzählung der von Herrn Dr. J. von Bedriaga . . . auf den Zykladen, in Morea und in Rumelien gesammelten Landschnecken. Ber. Offenbacher Ver. f. Naturk. 1880. S. 96—99.
1281. ——, Beitrag zur Schneckenfauna von Reichenhall. Jahrb. d. d. mal. Ges. VI. 1879. S. 413—415.
1282. ——, Zur Schneckenfauna des Thüringer Waldes etc. Nchrbl. d. d. mal. Ges. X. 1878. S. 1—3. XI. S. 1—4.
1283. ——, Die Pupa-Arten der Anschwemmungen der Garonne. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XI. 1879.
1284. ——, Die Pupa-Arten Ozeaniens. Conchol. Mitteil. I. 1880.
1285. ——, Aufzählung der . . . in dem westlichen Montenegro etc. gesammelten Mollusken. Ber. Offenbacher Ver. f. Naturk. 1880.
1286. ——, Kaukasische Mollusken. Jahrb. d. d. mal. Ges. VII. 1880. VIII. 1881. X. 1883.
1287. ——, Nacktschnecken aus Epirus und von den Ionischen Inseln. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XIV. 1882.
1288. ——, Zur Kenntnis der Land- und Süßwassermollusken von Nossi-Bé. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXI. XXII. XXIV. 1889—1892.
1289. ——, Ad. Strubells Conchylien aus Java und von den Molukken. Ber. Senckenb. nat. Ges. 1891.
1290. ——, Die Binnenschnecken der griechischen Inseln Cerigo u. Cerigotto. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXVI. 1894.
1291. ——, Bemerkungen über einige Buliminus aus Kleinasien, Syrien und Zypern nebst Beschreibung neuer Arten. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXX. 1898.
1292. ——, Landschnecken vom Kilimandjaro, Deutsch-Ostafrika. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXX. 1898.
1293. ——, Beitrag zur Kenntnis der Land-, Süßwasser- und Brackwasser-Mollusken von Kamerun. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVII. 1905.
1294. ——, Die Conchylien aus den Ausspülungen des Saros-Flusses bei Adana in Zilizien. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1905.

1295. **Böttger, O.,** Die ersten Landschnecken von der Insel Thasos. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1907.
1296. **Bofili, A.,** Catalogo de los Moluscos testaceos terrestres del Llano de Barcelona. Barcel. Cronica scientifica. 1879.
1297. **Borcherding, Fr.,** Beiträge zur Molluskenfauna des nordwestlichen Deutschlands. Mal. Bl. N. F. V. 1882.
1298. ——, Die Molluskenfauna der nordwestlichen Tiefebene. Abhdlgn. nat. Ver. Bremen VIII. 1883.
1299. ——, Achatinellenfauna der Sandwichinsel Molokai. Zoologica XIX. 1906.
1300. **Bourguignat, J. R.,** Descriptions de quelques Bulimes sénestres de la Crimée. Rev. et mag. zool. (2) XI. 1859.
1301. ——, Malacologie terrestre du château d'If, près de Marseille. Paris 1860.
1302. ——, Des Limaces algériennes. Rev. et mag. zool. (2) XIII. 1861.
1303. ——, Notice monographique sur les Limnées d'Europe du groupe de la Limnaea stagnalis. Rev. et mag. zool. (2) XIV. 1862.
1304. ——, Histoire des Clausilies de France vivantes et fossiles. Ann. sc. nat. (6) Zool. IV. 1876. V. und VI. 1877.
1305. ——, Helicarionidées des régions orientales de l'Afrique. Paris 1885.
1306. **Brandicourt, V.,** Dispersion des Mollusques. Bull. Soc. Linn. Nord Amiens XIII. 1897/98.
1307. ——, Dispersion des Mollusques. La Nature XXVI. 1898.
1308. **Braun, M.,** Zur Molluskenfauna der Ostseeprovinzen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XV. 1882.
1309. **Brazier, J.,** Descriptions of eight new Species of Australian land shells; und verwandte Aufsätze über die australische Region. Proc. zool. soc. London 1869, 1870, 1871 und 1872. Proc. Linn. Soc. New South Wales I. 1877. Quart. Journ. of Conchol. I. 1874—1878.
1310. **Brevière, L.,** Tableau des Limaciens des environs de Saint-Saulge. Journ. de Conchyl. XXIX. 1882.
1311. **Brockmeier, H.,** Über Süßwassermollusken der Gegend von Plön. Forschgsber. biol. Stat. Plön III. 1894.
1312. **Brooke, Mrs. J. M.,** The colony of Helix nemoralis at Lexington, Va. Nautilus X. 1897.
1313. **Brusina, Sp.,** Monographie des Campylaea de la Dalmatie et de la Croatie. Ann. soc. mal. Belgique IV. 1869. Dazu Aggiunte: Boll. soc. malac. ital. II. 1876.
1314. **Bullen, R. A.,** On some land and fresh-water mollusca from Sumatra. Proc. mal. soc. London VII. 1906.
1315. **Caziot, E.,** Comparaison entre les faunes terrestres et fluviatiles des deux îles Corse et Sardaigne. C. R. Ass. franç. Av. Sc. 30me Sess. 1901/02.
1316. ——, Etude sur quelques coquilles de la région circa-méditerranéenne. (Helix vermiculata.) Bull. soc. zool. France XXIX. 1903.
1317. ——, Etude ... (Helix serpentina.) Bull. soc. zool. France XXX. 1905. (Helix candidissima, Rumina decollata.) Feuille j. natur. XXXV. 1905.
1318. —— et **M. Fagot,** Etudes malacologiques sur quelques espèces asiatiques qui se sont répandues dans le sous-centre alpique et hispanique. Feuille j. natur. (4) XXXVII. 1906.
1319. **Chaster, G. W.,** Jaminia triplicata Studer, a new British terrestrial Mollusc. Journ. of Conchol. XI. 1906.
1320. **Clarke, B. S.,** On the Irish species of the genus Limax. Report. Brit. Ass. Adv. Sc. 13. Meet. 1843. Trans.
1321. **Clessin, S.,** Die Verbreitung von Helix obvia Z., ericetorum Müll. und Ammonis Schmidt. Nchrbl. d. d. mal. Ges. V. 1873.

1322. Clessin, S., Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna des Kaukasus. Mal. Bl. N. F. III. 1879.
1323. ——, Mollusken aus Taurien. Ibid.
1324. ——, Die Ancylus-Arten Griechenlands. Mal. Bl. N. F. III. 1881.
1325. ——, Mollusken aus dem Issyk-kul. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1907.
1326. ——, Die Molluskenfauna des Auswurfs der Donau bei Regensburg. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1908.
1327. Cockerell, T. D. A., A. check-list of the slugs with appendix and notes by W. E. Collinge. Conchologist 1893 und 1894.
1328. ——, Land Mollusca from the Rejectamenta of the Rio Grande, New Mexico. Nautilus X. 1896.
1329. ——, On the geographical distribution of slugs. Proc. zool. soc. London 1891.
1330. ——, The British Arionidae. Conchologist II. 1893. Collinge ibid.
1331. ——, On a Slug of the Genus Veronicella from Tahiti. Proc. U. S. nat. Mus. XXIII. 1901.
1332. Collier, E., The Section Placostylus of the Genus Bulimus. Journ. of Conchol X. 1902.
1333. Collinge, W. E., Description of a new Species of Slug of the genus Atopos from Java. Journ. of Conchol. XII. 1908.
1334. ——, On a Collection of Slugs from the Sandwich Islands. Proc. mal. soc. London II. 1896.
1335. ——, Description of Two New Species of Slugs of the genus Parmarion from Borneo. Proc. zool. soc. London 1897.
1336. ——, On some European Slugs of the genus Arion. Proc. zool. soc. London 1897.
1337. ——, On a further collection of Slugs from the Hawaiian (or Sandwich) Islands. Proc. mal. soc. London II. 1897.
1338. ——, On Two New Species of Slugs of the genus Microparmarion from Borneo. Ann. Mag. nat. Hist. (7) I. 1898.
1339. ——, Report on the Slugs. Zool. Results A. Willey 1900.
1340. ——, A Collection of Slugs from South Africa, with Descriptions of some New Species. Ann. South Afric. Mus. II. 1900.
1341. ——, Description of Two Now Species of Microparmarion from the Andaman Islands. Journ. Malacol. VIII. 1901.
1342. ——, On the Non-operculate Land and Freshwater Molluscs collected by the Members of the „Skeat Expedition“ in the Malay Peninsula 1899—1900. Journ. Malacol. IX. 1902.
1343. ——, Notes on slugs and slug-like Molluscs. Journ. Malacol. X. 1903.
1344. ——, Contribution to a knowledge of the Mollusca of Borneo. Ibid. 1903.
1345. ——, Report on the non-operculate Land-Mollusca (from the Malay Peninsula). Annaudale and Robinson's fasciculi malayenses. Zool. II. 1903.
1346. Cooke, A. H., On the geographical distribution of the land and freshwater Mollusca of the Malagasy Region. Journ. of Conchol. (3) XXXII. 1893.
1347. Cooper, J. G., On a new genus of terrestrial Mollusca inhabiting California (Binneya). Proc. Cal. Ac. nat. sc. III. 1863.
1348. ——, On the distribution and localities of West Coast Helicoid land shells. Am. Journ. of Conchol. IV. 1868.
1349. ——, Notes on West Coast land shells. Am. Journ. of Conchol. V. 1870. S. 199—219.
1350. ——, On the law of variation in the banded Californian land shells. Proc. Cal. Ac. sc. V. 1875. S. 121—125.
1351. ——, West Coast Pulmonate fossil and living. Proc. Cal. Ac. sc. (2) I. 1890.

1352. **Costa, S. I. da,** Remarks on some Species of Bulimulus, Sect. Drymaeus, and Descriptions of New Species of Land-shells from Bolivia, Ecuador, and the U. S. of Colombia. Proc. malacol. Soc. London III. 1898.
1353. ——, Descriptions of New Species of Land-Shells from Central and South America. Proc. malac. Soc. London IV. 1900 u. 1901.
1354. ——, Descriptions of some new species of Achatina from the Congo Free State. Proc. malac. Soc. London VII. 1907.
1355. **Cox, J. C.,** Description of a New Species of Liparus from West Australia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales XXIV. 1899.
1356. **Crandall, O. A.,** The American Physae. Nautilus XV. 1901.
1357. **Crosse, H.,** Etude critique sur les Bulimes auriculiformes de la Nouvelle-Calédonie et des terres voisines. Journ. de Conchyl. XII. 1864.
1358. ——, Description d'un genre nouveau (Geostilbia) . . . de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyl. XV. 1867.
1359. ——, Description d'espèces terrestres inédites provenant de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyl. XVI. 1868. XXVII. 1879.
1360. ——, Nouvelle Note sur quelques Bulimes Néo-Calédoniens, appartenant á la section des Placostyles. Journ. de Conchyl. XXIX. 1882.
1361. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île de Portorico. Journ de Conchyl. XI. 1892.
1362. ——, Note préliminaire sur la Faune terrestre et fluviatile de la Nouvelle-Zélande et sur ses affinités. Journ. de Malacol. XLI. 1894.
1363. ——, Additions à la Faune malacologique terrestre et fluviatile de la Nouvelle-Calédonie et de ses dépendances. Journ. de Conchyl. XLIII. 1896.
1364. **Dall, W. H.,** Landshells of the genus Bulimulus in Lower California etc. Proc. U. St. nat. Mus. XVI. 1893.
1365. ——, Insular Landshell Faunas, especially as illustrated by the data obtained by Dr. G. Baur in the Galapagos Islands. Proc. Acad. nat. Sc. Philad. 1896.
1366. ——, Diagnoses of new Mollusks from the Survey of the Mexican Boundary. Proc. U. S. nat. Mus. XVIII. 1896.
1367. ——, Report on the Mollusks collected by the International Boundary Commission of the United Staates and Mexico, 1892—1894. Proc. U. S. nat. Mus. XIX. 1896.
1368. ——, Additions to the Insular Land-shell Faunas of the Pacific Coast, especially of the Galapagos and Cocos Islands. Proc. Acad. nat. Sc. Philad. 1900.
1369. ——, On the relations of the land and fresh-water Mollusk-Fauna of Alaska and Eastern Siberia. Pop. sc. Month. LXVI. 1905.
1370. ——, Report on land and water shells collected in the Bahamas etc. Smithson. Collect. XLVII. 1905.
1371. —, A new genus and several new species of landshells collected in Central Mexico etc. Smithson. Collect. XLVIII. 1905.
1372. ——, Alaska XIII. Land and Fresh Water Mollusks. New York 1905.
1373. **Dautzenberg, Ph.,** Mollusques recueillis au Congo . . . Bull. Ac. R. Soc. Belg. (3) XX. 1891.
1374. —, Diagnoses de deux Bulimulidés nouveaux provenant du Pérou. Journ. de Conchyl. Paris XLIX. 1901.
1375. —— et **J. Bernier,** Description d'un Bulimidé nouveau, provenant de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyl. Paris XLIX. 1901.
1376. —— et **H. Fischer,** Liste des mollusques récoltés par M. H. Mansuy en Indo-Chine et au Junnan et description d'espèces nouvelles. Journ. de Conchyl. Paris LIII. 1906.
1377. ——, Liste des mollusques récoltés par M. le capitaine de frégate Blaise en Tonkin . . . Ibid. LIII. 1905.

1378. **Dohrn, H.**, Bemerkungen über einige Landschnecken aus Liberia. Mal. Bl. XXII. 1875. S. 203—206.
1379. ——, Beschreibung neuer peruanischer Landschnecken. Ibid. X. 1862. S. 152 bis 156.
1380. ——, Diagnosen neuer Landschnecken aus Neu-Granada. Nchrbl. d. d. mal. Ges. VII. 1875. — Jahrb. d. d. mal. Ges. II. 1875.
1381. ——, Aufzählung der Nanina-Arten Madagaskars. Jahrb. d. d. mal. Ges. IX. 1882.
1382. ——, Beiträge zur Kenntnis der südamerikanischen Landconchylien. Jahrb. d. d. mal. Ges. IX. 1882.
1383. **Doering, A.**, Argentinische Landschnecken. Bol. ac. nac. Cordova. — Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1876. S. 3—8.
1384. **Dumas**, Conchyliologie bourbonnaise. Mollusques terrestres Testacés. Rev. scient. Bourbonnn. XIII. XIV. 1900. 1901.
1385. **Dybowski, W.**, Studien über die Binnenmollusken des Amurgebietes. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIII. 1901.
1386. **Ehrmann, P.**, Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Königreichs Sachsen. Sitz.-Ber. nat. Ges. Leipzig. XXII, XXIII. 1897.
1387. ——, Über einige peruanische Clausilien. Nchrhl. d. d. mal. Ges. 1905.
1388. **Fagot, P.**, Histoire malacologique des Pyrénées françaises. Toulouse 1882.
1389. **Farrer, W. J.**, Notes on the Land and Freshwater Mollusca of the English Lake District. Journ. of Conchol. VIII. 1896.
1390. **Fischer, H.**, Notes sur la Faune du Haut Tonkin. Liste des Mollusques recueillis par le Dr. A. Billet. Bull. scient. France Belg. XXXIX. 1898.
1391. —— et **P. Dautzenberg**, Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles de l'Indo-Chine orientale cités jusqu'à ce jour. Mission Pavie Indo-Chine. Etudes diverses III. 1904.
1392. **Fischer, P.**, Sur les Urocyclus et les Vaginula de Nossi-Bé, Nossoi-Cmba et Mayotte. Journ. de Conchyl. XXXI. 1889.
1393. ——, Note sur la faune conchyliologique terrestre et fluviatile de l'île de Hainan. Journ. de Conchyl. XXXVIII. 1892.
1394. —— et **H. Crosse**, Etudes sur les Mollusques terrestres et fluviatiles. Mission scientif. Mexique. Rech. Zool. VII. 1894.
1395. **Forbes, Edw.**, Report on the distribution of Pulmoniferous Mollusca in the British Isles. Report Brit. Assoc. Adv. Sc. 9. Meet. 1839 (1840). p. 127—147.
1396. **Franz, V.**, Physa acuta Drap. in Deutschland eingebürgert. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
1397. ——, Beiträge zur schlesischen Molluskenfauna. Ibid. XXXIX. 1907.
1398. **Friedel, E.**, Über die ethnologischen Beziehungen der Verbreitung einiger Landschnecken. Zeitschr. f. Ethnolog. I. 1869. S. 301—313.
1399. **Fristedt, C.**, Värmlands land- och sötvattensmollusker. Öfvers. Vet. Akad. Forh. Stockholm LV. 1899.
1400. **Gallenstein, H. v.**, Die Bivalven- und Gastropodenfauna Kärntens. II. Gastropoden. 1. Stylommatophoren. Jahrb. nat. Landes-Mus. Kärnten XXVI. 1900.
1401. **Garrett, A. J.**, List of species of Bulimus inhabiting the Viti Islands etc. Amer. Journ. of Conchol. VII. 1872.
1402. **Gassies, J. B.**, Description de Mollusques terrestres provenant de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyl. XXI und XXII. 1872 und 1873.
1403. **Germain, L.**, Sur quelques Mollusques terrestres et fluviatiles . . . du désert Somali. Bull. mus. Paris X. 1905. Ebenda verwandte Themata.
1404. ——, Contributions à la faune malacologique de l'Afrique équatoriale (und verwandte Themata). Bull. Mus. hist. nat. Paris. 1905 und 1906.
1405. ——, Etudes sur quelques mollusques terrestres et fluviatiles du Massif armoricain. Bull. soc. sc. nat. Ouest Nantes XVI. 1906.

1406. **Geyer, D.**, Über die Verbreitung der Mollusken in Württemberg. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. L. 1894.
1407. ——, Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. Einführung in die Molluskenfauna Deutschlands. 1896.
1408. ——, Beiträge zur Molluskenfauna Württembergs. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. LVI. 1900.
1409. **Girard, A. A.**, Revision de la faune malacologique des îles St.-Thomé et du Prince. Jorn. sc. math. phys. nat. Lisboa (2) III. 1893.
1410. **Godwin-Austen, H. H.**, On the Helicidae collected during the expedition into the Dafla Hills Assam. Journ. ac. soc. Bengal XLV. 1876.
1411. ——, On a collection of Landshells made in Borneo by Mr. A. Everett . . . Proc. zool. soc. London 1896.
1412. ——, Land and Freshwater Mollusca of India, including South Arabia, Baluchistan, Afghanistan, Kashmir, Nepal, Burmah, Pegu, Tenasserim, Malay Peninsula, Ceylon, and other Islands of the Indian Ocean. 1897 ff.
1413. ——, On Philalanka, a New Subgenus of Endodonta, with Descriptions of two New Species from the Indian Region. Proc. mal. soc. London III. 1898.
1414. ——, Address of the President. Proc. mal. soc. London III. 1899.
1415. ——, On the extension of the genus Macrochlamys to the island of Mauritius. Proc. mal. soc. London VI. 1905.
1416. ——, On a species of the land molluscan genus Dyallia from Siam. Proc. mal. soc. London VII. 1906.
1417. ——, The Dispersal of Land shells by the agency of Man. Proc. mal. soc. London VIII. 1908.
1418. **Goldfuß, O.**, Die Binnenmollusken Mitteldeutschlands etc. Leipzig 1900.
1419. ——, Nachtrag dazu. Zeitschr. Naturw. LXXVII. 1905.
1420. ——, Aufsätze über deutsche Pulmonaten. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XIII—XXVII.
1421. **Gould, A. A.**, Monograph of the species of Pupa found in the United States. Boston Journ. Nat. Hist. III. 1841. IV. P. 3. 1843.
1422. ——, New species of Helix of the U. S. Explor. Exped. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. II. 1847.
1423. **Granger, A.**, Faune conchyliologique terrestre et fluviatile de la région du Sud-Ouest. Catalogue des Mollusques terrestres des eaux douces et des eaux saumâtres, observés dans les départements de la Charente-Inférieure, de la Gironde, des Landes et des Basses-Pyrénées. Actes Soc. Linn. Bordeaux LII. 1897.
1424. **Gratacap, L. P.**, Catalogue of the Binney and Bland Collection of the Terrestrial Air-Breathing Mollusks of the United States and Territories in the American Museum of Natural History, with Enumeration of Types and Figured Specimens and Supplementary Notes. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. XIV. 1901.
1425. **Grateloup, de**, Distribution géographique de la famille des Limaciens. Bordeaux 1855.
1426. **Gredler, P. Vinzenz**, Zur Conchylienfauna von China. XIX. Programm Priv.-Gymnas. Bozen. 1898. Die früheren Aufsätze im Nhrbl. d. d. mal. Ges.
1427. ——, Zur Conchylienfauna von China. XX. Programm Priv.-Gymnas. Bozen. 1900.
1428. ——, Aufsätze über die Molluskenfauna Tirols. Nchrbl. d. d. mal. Ges. IV bis XX.
1429. **Greeff, R.**, Über die Landschneckenfauna der Insel São Thomé. Zool. Anz. V. 1882.
1430. **Gude, G. K.**, Species of Plectopylis recently described in „Science Gossip". Journ. of Malacol. VII. 1898.

1431. **Gude, G. K.**, Notes on a Collection of Helicoid Land-shells from Japan and the Loo Choo Islands, with Descriptions of two New Species of Helicidae. Proc. mal. soc. London IV. 1900.
1432. ——, Further Notes on Helicoid Land Shells from Japan, the Loo Choo and Bonin Islands, with Descriptions of Seven New Species. Proc. mal. soc. London IV. 1900.
1433. ——, Descriptions of new Species of Japanese Land-Shells. Ann. Mag. nat. Hist. (7) VI. 1900.
1434. ——, A Third Report on Helicoid Land-Shells from Japan and the Loo Choo Islands. Proc. mal. soc. London IV. 1901.
1435. ——, Sur une collection de Plectopylis du Tonkin, avec la description de six espèces nouvelles. Journ. de Conchyl. Paris XLIX. 1901.
1436. ——, A Classified List of the Helicoid Land-Shells of Asia. I. Journ. of Malacol. IX. 1902.
1437. **Guerne, J. de,** Notes sur l'histoire naturelle des régions arctiques de l'Europe. Le Varangerfjord. Catalogue des Mollusques testacés . . . Bull. soc. mal. Belg. XVIII. 1883. XXI. 1886.
1438. **Guppy, R. J. Lechmere,** The land and fresh water mollusca of Trinidad. Journ. of Conchol. VII. 1893.
1439. **Hanham, A. W.**, A List of the Land and Fresh-water Shells of Manitoba. Nautilus XIII. 1899.
1440. **Hazay, J.**, Die Molluskenfauna von Budapest. Mal. Bl. III. 1880. IV. 1881.
1441. **Hedley, Ch.**, On the origin of the land-snail fauna of Queensland. Nautilus VI. 1893.
1442. ——, Range of Placostylus; a study in ancient geography. Proc. Linn. soc. N. S. Wales (2) VII. 1893.
1443. ——, On the Australasian Gundlachia. Proc. Linn. soc. N. S. Wales (2) VIII. 1894.
1444. ——, Note on the relation of the landmollusca of Tasmania and of New-Zealand. Ann. nat. hist. (6) XIII. 1894.
1445. ——, On the Australasian Gundlachia. Nautilus IX. 1895.
1446. ——, Notes on Mollusca from the Alpine Zone of Mount Kosciusko. II. 1896.
1447. ——, Description of a New Papuan Land Shell. Rec. Austral. Mus. III. 1897.
1448. ——, Descriptions of New Land Shells. Rec. Austral. Mus. III. 1897.
1449. ——, Descriptions of New Land Shells, with Notes on Known Species. Rec. Austral. Mus. III. 1899.
1450. ——, Report on the Mollusca collected by Mr. Herbert Basedow on the South Australian Government North-West expedition 1903. Trans. R. Soc. South Australia XXIX. 1905.
1451. —— and **C. T. Musson,** The landmolluscan fauna of British New Guinea. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) VI. 1891.
1452. —— and **H. Suter,** Reference list of the land and freshwater mollusca of New-Zealand. Proc. Linn. soc. N. S. Wales (2) VII. 1892.
1453. **Hesse, P.**, Eine neue Amalia aus Griechenland. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XIV. 1882.
1454. ——, Nacktschnecken von Tanger und Gibraltar. Mal. Bl. N. F. VII. 1884.
1455. ——, Über einige amerikanische Vaginula-Arten. Mal. Bl. N. F. VIII. 1885.
1456. **Heude, P.**, Note sur un Limacien nouveau de Chine (Rathouisia). Journ. de Conchyl. XXXI. 1885.
1457. **Heynemann, D. F.**, Die Nacktschnecken von der Prinzeninsel. Mal. Bl. XV. 1868.
1458. ——, Neue Nacktschnecken vom Himalaja. Ibid. X. 1862.
1459. ——, Die Schnecken in den Anschwemmungen des Mains. Nchrbl. d. d. mal. Ges. II. 1870. S. 147—148.
1460. ——, Über die Vaginula-Arten Afrikas. Jahrb. d. d. mal. Ges. XII. 1885.

1461. **Heynemann, D. F.**, Die geographische Verbreitung der Nacktschnecken. Eine zusammenfassende kritische Darstellung unserer Kenntnisse derselben zu Anfang des 20. Jahrhunderts. Abhdlgn. Senckenberg. nat. Ges. XXX. 1906.
1462. **Hidalgo, J. G.**, Catalogue des espèces du genre Cochlostyla Férussac qui vivent dans les Iles Philippines. Journ. de Conchyl. Paris XLIV. 1897.
1463. **Hofer**, Beitrag zur Molluskenfauna des Kantons Aargau. Mitt. Aargau. nat. Ges. VIII. 1898.
1464. **Horsley, J. W.**, The land shells of Majorca. Journ. of Conchol. XI. 1904.
1465. **Hutton, F. W.**, On the New-Zealand Siphonariidae. Transact. N. Zeal. Instit. XV. 1883.
1466. **Imhof, O. E.**, Wassermolluskenfauna der Schweiz, insbesondere der Seen. Biol. Centralbl. XXI. 1901.
1467. **Issel, A.**, Di alcuni Molluschi terrestri viventi presso Aden e sulla costa d'Abissinia. Ann. mus. civ. Genova IV. 1873. S. 521—530.
1468. **Jeffreys, J. G.**, Übersicht der luftatmenden Schnecken Großbritanniens. Isis 1836.
1469. **Jickeli, C. F.**, Land- und Süßwasserconchylien Nordostafrikas. Jahrb. d. d. mal. Ges. VIII. 1882.
1470. **Jousseaume**, Mollusques terrestres: Clausilia, Rhodea et Bulimus Sud-Americanae. Bull. Soc. philom. Paris (9) II. 1900.
1471. **Kaleniczenko**, Description des Limaces qui se trouvent dans l'Ukraine. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou XXIV. 1851. II.
1472. — —, Revision des Escargots (Helix) russes, énumérés par J. A. Krynicki. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou XXVI. 1853. II.
1473. **Keferstein, W.**, Über die geographische Verbreitung der Pulmonaten. Göttinger Nachrichten 1865.
1474. **Kew, H. W.**, The dispersal of shells etc. London 1893.
1475. **Kickx, J.**, Sur trois Limaces, nouveaux pour la Faune belge. Bull. de l'Acad. Brux. IV. 1837.
1476. **Kobelt, W.**, Helix nemoralis in Amerika akklimatisiert. Nchrbl. d. d. mal. Ges. III. 1871.
1477. ——, Argentinische Landconchylien. Jahrb. d. d. mal. Ges. V. 1878. VII. 1880.
1478. ——, Zur Fauna Italiens. Die Heliceenfauna von Sizilien und ihre Verteilung. Die Campyläen Oberitaliens. Ibid. II. 1875. III. 1876.
1479. ——, Die mauretanischen Iberus. Jahrb. d. d. mal. Ges. VIII. 1882.
1480. ——, Exkursionen in Spanien. Jahrb. d. d. mal. Ges. IX. 1882.
1481. ——, Über das Verhältnis der europäischen lebenden und fossilen Heliceen zur amerikanischen Fauna. Tagebl. 60. Vers. d. Naturf. u. Ärzte 1887.
1482. — —, Die geographische Verbreitung der Heliceengruppe Macularia. Jahrb. Nass. Ver. f. Naturk. XL. 1888.
1483. ——, Schnecken von Nordost-Celebes und Banggai. Abh. Ber. zool. anthr.-ethnogr. Mus. Dresden VI. 1896.
1484. ——, Die geographische Verbreitung der Untergattung Pomatia Leach. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXVIII. 1896.
1485. ——, Die Molluskenfauna der makaronesischen Inseln. Jahrb. Nassau. Ver. Naturk. XLIX. 1896.
1486. —, Studien zur Zoogeographie. Die Mollusken der paläarktischen Region. Wiesbaden 1897.
1487. ——, Neue Helix-Arten aus Montenegro. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXX. 1898.
1488. —, Studien zur Zoogeographie. Die Fauna der meridionalen Subregion. Wiesbaden 1898.
1489. — , Neue Cerastus-Arten aus Abessinien, gesammelt von Baron C. von Erlanger. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIII. 1901.

1490. **Kobelt, W.**, Streifzüge in Süditalien. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVI. 1904.
1491. ——, Neue Arten aus Erlangers Ausbeute. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVII. 1905.
1492. ——, Beiträge zur Kenntnis unserer Molluskenfauna. Jahrb. nass. Ver. f. Naturk. LX. 1907.
1493. **Koch, L.**, Verzeichnis der bis jetzt in der Umgebung von Nürnberg beobachteten Mollusken. Abh. nat. Ges. Nürnberg XII. 1899.
1494. **Koch, V. v.**, Über das Vorkommen einer für Braunschweig neuen Schneckenart. 11. Jahresber. Ver. Nat. Braunschweig. 1899.
1495. **Kormos, Th.**, Beiträge zur Molluskenfauma des kroatischen Karstes. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
1496. ——, Beiträge zur Molluskenfauna von Kroatien. Ibid.
1497. **Kortulą, B.**, Über die vertikale Verbreitung der Tatraschnecken (polnisch). Ber. physiogr. Komm. Ak. Krakau XVIII. 1884.
1498. **Krause, A.**, Über einige Landschnecken von der Tschuktschenhalbinsel und aus dem südöstlichen Alaska. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1883.
1499. ——, Landschnecken von Teneriffa. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXVII. 1895.
1500. **Krynicki, J.**, Helices proprie dictae in limitibus Imperii Rossici observatae. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou IX. 1836.
1501. **Lea, Js.**, Description of a new species of Helix from California and a new characteristic form of certain American Colimaceae. Transact. Amer. Philos. Soc. N. S. X. 1853.
1502. **Lessona, M.**, Sulla Helix hispida in Piemonte. Atti ac. sc. Torino XV. 1881.
1503. —— e **C. Pollonera**, Monografia di Limacidi italiani. Mem. ac. sc. Torino XXXV. 1882.
1504. **Lewis, J.**, Notes on the land shells of East Tennessee. Amer. Journ. of Conchol. VI. 1871. S. 188–191.
1505. **Lindholm, W. A.**, Beitrag zur Molluskenfauna von Litauen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
1506. **Locard, A.**, Les Coquilles terrestres de France. Description des familles, genres et espèces. Ann. Soc. Agric. Sc. Ind. Lyon (7) III. 1896.
1507. ——, Conchyliologie portugaise. Coquilles terrestres des eaux douces et saumâtres. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon VII. 1899.
1508. —— et **L. Germain**, Sur l'introduction d'espèces méridionales dans la faune malacologique des environs de Paris. Mém. ac. sc. Lyon (3) VIII. 1905.
1509. **Lowe, R. T.**, Diagnoses of new Canarian Land-Mollusca. Ann. nat. hist. (3) VII. 1861. S. 104—112.
1510. **Luther, A.**, För den finska faunan nya land- och söttvattenmollusker. Meddel. Soc. Fauna Flora fennica XXIV. XXV. XXVII. 1900—1901.
1511. ——, Verzeichnis der Land- und Süßwassermollusken der Umgebungen Revals. Acta soc. fauna flora fenn. XX. 1901.
1512. ——, Bidrag till kännedomen om land- och söttvattengastropodernas utbredning in Finland. Act. soc. fauna flora fenn. XX. 1901.
1513. ——, Über eine Clausilia aus Finland. Meddel. Soc. Fauna Flora fennica XXVII. 1901.
1514. **Mabille, J.**, Des Limaciens européens. Rev. et mag. Zool. (2) XX. 1868.
1515. **Madison, J.**, Discovery of a Physa new to Britain. Journ. of Conchol. IX. 1899.
1516. **Malm, A. W.**, Skandinaviska Land-Sniglar, Limacina, afbildade efter lefvande exemplar och beskrifna. Göteb. k. Vet. Handl. X. 1870.
1517. **Margier, E.**, Notes de Géographie malacologique. Un Mollusque terrestre à grande dispersion. Pupa (Lauria) cylindracea Da Costa (P. umbilicata Dorp.). Feuille j. natur. (4) XXXII. 1902.
1518. **Martel**, Mémoire sur les Limaçons terrestres de l'Artois. Arras 1758.

1519. **Martens, E. v.,** Über die ostasiatischen Limnaeaceen. Mal. Bl. XIV. 1867.
1520. ——, Neue Heliceen vom Indischen Archipel, Himalaja, Mittelamerika etc. Berliner Monatsber. 1865. Mal. Bl. VI. 1860. XV. 1868.
1521. ——, Über das Vorkommen von Clausilia itala und Helix austriaca in Deutschland etc. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1873. (Siehe dazu Band I.)
1522. ——, Landschnecken von Sokotora. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XIII. 1881.
1523. ——, Über centralasiatische Mollusken. Mém. Ac. imp. sc. St.-Pétersbourg XXX. 1883.
1524. ——, Landschnecke der westafrikanischen Insel S. Thomé, Thyrophorella. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1886.
1525. —— Landschnecken des Indischen Archipels. Zool. Erg. einer Reise nach Niederl.-Ostindien II. 1892.
1526. ——, Beschalte Weichtiere Deutsch-Ostafrikas. Deutsch-Ostafrika IV. 1896.
1527. ——, Land- und Süßwasserschnecken von den Inseln Lombok und Boneratu. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin X. 1896.
1528. ——, Conchologische Miszellen I. Arch. Naturg. LXIII. 1897.
1529. ——, Ostafrikanische Mollusken, gesammelt von Herrn Dr. F. Stuhlmann 1888 und 1889. Mitt. nat. Mus. Hamburg XIV. 1897.
1530. ——, Süß- und Brackwassermollusken des Indischen Archipels. Zool. Ergebn. Reise Niederl.-Ostindien IV. 1897.
1531. ——, Terrestrial and Fluviatile Mollusca. (Biologia Centrali-Americana.) London 1890ff.
1532. ——, Einige Landschnecken Mittelitaliens in betreff ihrer geographischen Verbreitung. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1899.
1533. ——, Conchologische Miszellen III. Arch. Naturg. LXV. 1899. (Neue Landschnecken aus Niederl.-Indien, Binnen-Conchylien aus Ober-Birma.)
1534. ——, Griechische Mollusken, gesammelt von Eberh. von Oertzen. Arch. f. Naturg. LV. 1889.
1535. ——, Einige neue, von Dr. Fülleborn in Deutsch-Ostafrika gesammelte Landschnecken. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1900.
1536. ——, Über einige Landschnecken aus Mittelitalien. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXII. 1900
1537. ——, Über einige Landschnecken aus dem südwestlichen Marokko. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXII. 1900.
1538. ——, Griechische Landschnecken, gesammelt von Eberh. von Oertzen. Arch. f. Naturg. LXIX. 1903.
1539. —— und **Fr. Wiegmann,** Land- und Süßwassermollusken der Seychellen, nach Sammlungen von Dr. A. Brauer. Mitt. zool. Samml. Mus. Naturk. Berlin I. 1898.
1540. **Melvill, J. C.** and **J. H. Ponsonby,** Descriptions of new Terrestrial Mollusca from South Africa. Ann. Mag. nat. Hist. (6) XVIII. 1896.
1541. —— ——, Descriptions of ten New Species of Terrestrial Mollusca from South Africa. Ann. Mag. nat. Hist. (7) I. 1898.
1542. —— ——, Descriptions of nine new Species of Terrestrial and Fluviatile Mollusca from South Africa. Ann. Mag. nat. Hist. (7) II. 1898.
1543. —— ——, A Contribution towards a Check-list of the non-marine Molluscan Fauna of South Africa. Proc. mal. soc. London III. 1898.
1544. —— ——, Further Contribution towards a Check-list of the non-marine Molluscan Fauna of South Africa, with Descriptions of Fourteen new Species. Ann. Mag. nat. Hist. (7) IV. 1899.
1545. **Minà-Palumbo, F.,** Limacidi Siciliani. Natural. sicil. II. 1888.
1546. **Möllendorff, O. von,** Revision der chinesischen Naniniden. Jahrb. d. d. mal. Ges. XIV. 1887.
1547. ——, Über die Ennea-Arten Chinas. Jahrb. d. d. mal. Ges. XIV. 1887.

1548. **Möllendorff, O. von,** On the land and freshwater Shells of Perak. Proc. Zool. Soc. London 1891.
1549. ——, Landschnecken von Celebes. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXVIII. 1896.
1550. ——, Binnenmollusken von den Talaut-Inseln. Abh. Ber. Zool. anthr.-ethnogr. Mus. Dresden VI. 1897.
1551. ——, Neue Landschnecken von Java. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXIX. 1897.
1552. ——, Die Binnenmollusken Annams. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXX—XXXIII. 1898 ff.
1553. ——, Zur Fauna von Russisch-Litauen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXX. 1898.
1554. ——, Die Phenacoheliciden. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.
1555. ——, Landschnecken von den Inseln Tsushima und Iki, Westjapan. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXII. 1900.
1556. ——, Diagnosen neuer, von H. Fruhstorfer in Tongking gesammelter Landschnecken. Nachrbl. d. d. mal. Ges. XXXIII. 1901.
1557. ——, Neue und kritische Landschnecken von Japan und den Liukiu-Inseln. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIII. 1901.
1558. ——, Binnenmollusken aus Hinterindien. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIV. 1902.
1559. ——, Binnenmollusken aus Niederländisch-Indien. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIV. 1902.
1560. **Monterosato, T.,** Eine neue italienische Hochgebirgsschnecke. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIII. 1901.
1561. **Morelet, A.,** Notice sur quelques Hélices recueillies dans le midi de l'Espagne et au Maroc. Rev. et mag. de Zool. (2) VI. 1854.
1562. ——, Histoire naturelle des Açores. 1860.
1563. ——, Mollusques terrestres et fluviatiles du Portugal. 1845.
1564. **Morse, E. S.,** Observations on the terrestrial Pulmonifera of Maine . . . Journ. Portland soc. nat. hist. I. 1864.
1565. **Mortillet, G. de,** Etude sur les Zonites de l'Italie septentrionale. Atti soc. it. sc. nat. IV. 1862.
1566. **Naegele, G.,** Einige neue syrische Land- und Süßwasserschnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXIX. 1897.
1567. **Nehring, A.,** Über Conchylien aus dem Orenburger Gouvernement und ihre Beziehungen zu den Conchylien des mitteleuropäischen Lösses. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1889.
1568. **Nelson, W.,** Description of Amphibola Petterdi n. sp. from New Guinea. Journ. of Conchol. II. 1879.
1569. **Neuville, H.** and **R. Anthony,** I. et II. liste de Mollusques de l'Abyssinie (Collection Maurice de Rothschild). Bull. mus. Paris XI. 1905. 1906.
1570. **Newcomb, W.,** Catalogue of Helices inhabiting the West coast of America, north of Cape St. Lucas . . . Am. Journ. of Conchol. I. 1865. Dazu ibid. II. 1866.
1571. **Normand,** Descriptions de 6 Limaces nouvelles observées aux environs de Valenciennes. 1852.
1572. **Oldham, Charles,** The Land and Freshwater Mollusca of Cheshire. Naturalist 1896.
1573. **Pallary, P.,** Première contribution à l'étude de la faune malacologique de l'Ouest algérien. Compt. rend. Ass. franç. avanc. Sc. Sess. 26. 1898.
1574. ——, Deuxième contribution à l'étude de la faune malacologique du Nord-Ouest de l'Afrique. Journ. de Conchyl. Paris XLVI. 1898.
1575. ——, Apport à la faune malacologique de l'Arabie et de l'Egypte. Bull. inst. Egypt. (4) II. 1901.
1576. **Paulucci, M.,** Contribuzione alla fauna malacologica italiana. Siena 1881.

1577. **Pease, W. H.,** Descriptions etc. Eine Anzahl Aufsätze über die Inseln des Pazifiks. Am. Journ. of Conchol. II, III, IV, V, VII. 1866—72. Proc. zool. soc. London 1860. 1864. Journ. de Conchyl. XVIII, XIX.

1578. **Petit de la Saussaye, S.,** Description de quatre Coquilles nouvelles provenant du voyage de M. Goudot à la Nouvelle-Grenade. (Bulimus 4 spp.) Magas. de Zool. 1843.

1579. **Petterd, W. F.,** Discovery of Gundlachia in Tasmania. Journ. of Conchol. II. 1879.

1580. **Pfeiffer, L.,** Über die geograph. Verbreitung der Heliceen. Zeitschr. f. Malacozool. III. 1846.

1581. ——, Über die Auriculaceen der Maderagruppe. Mal. Bl. XIII. 1866.

1582. ——, Beschreibung neuer Landschnecken von Formosa, Neuseeland, Haiti, Kuba, Mexiko, Bermuda, Surinam, Rhodus. Proc. zool. soc. London 1865. Mal. Bl. VII, VIII, IX, XI, XIII, XIX, XXIII. 1862—1876.

1583. **Philippi, R. A.,** Bemerkungen über die in Chile einheimischen Arten der Gattung Helix. Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. VIII. 1856.

1584. ——, Beschreibung zweier neuer peruanischer Clausilien. Mal. Bl. XIV. 1867.

1585. **Picaglia, L.,** Molluschi terrestri e fluviatili viventi nelle provincia di Modena e Reggio. Boll. soc. mal. ital. XVI. 1893.

1586. **Pike, N.,** Notes on the terrestrial Molluscs of Mauritius. Transact. R. Soc. Mauritius VI. 1872.

1587. **Pilsbry, H. A.,** On the Helicoid land mollusks of Bermuda. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1888.

1588. ——, Land and freshwater Mollusks collected in Yucatan and Mexico. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1891.

1589. ——, A classified catalogue of American Land Shells, with localities. Nautilus XI. 1897. 1898.

1590. ——, A Classified Catalogue, with Localities, of the Land Shells of America. Philadelphia 1898.

1591. ——, Additions to the Japanese Land Snail Fauna. III. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1900.

1592. ——, Sonorella, a New Genus of Helices. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1900.

1593. ——, Lower Californian Species of Coelocentrum and Berendtia. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1900.

1594. ——, Notices of New Japanese Land Snails. Nautilus XIV. 1901.

1595. ——, New Mollusca from Japan, the Loo Choo Islands, Formosa and the Philippines. Proc. ac. nat. sc. Philad. LIII. 1901.

1596. ——, The Genesis of Mid Pacific Faunas. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1900. 1901.

1597. ——, New Land Mollusks of the Japanese Empire. Nautilus XVI. 1902.

1598. ——, Notices of New Land Shells of the Japanese Empire. Nautilus XVI. 1902.

1599. ——, New Land Mollusks of the Japanese Empire. Proc. ac. nat. sc. Philad. LIII. 1902.

1600. ——, Catalogue of the Clausiliidae of the Japanese Empire. Proc. ac. nat. sc. Philad. LIII. 1902.

1601. ——, The greatest American Planorbis. Nautilus XVI. 1903.

1602. ——, Additions to the Japanese Land snail Fauna. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1903 ff.

1603. ——, Plectopylis in the Riukiu Islands. Nautilus XVII. 1904.

1604. ——, New land snails from North Carolina. Ibid.

1605. ——, New Clausiliidae of the Japanese empire. Proc. ac. nat. sc. Philad. LVI. 1905 ff.

1606. **Pilsbry, H. A.**, Mollusca of the Southwestern States. I: Urocoptidae; Helicidae of Arizona and New Mexico. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1905. Fortsetzg. ibid. 1906.
1607. ——, Two new American genera of Basommatophora. Nautilus XX. 1906.
1608. —— and **T. D. A. Cockerell**, Ashmunella, a new Genus of Helices. Proc. ac. nat. sc. Philad. I. 1899.
1609. —— and **Y. Hirase**, Notices of New Japanese Land Snails. Nautilus XVI. 1902.
1610. —— ——, Descriptions of new land snails of the Japanese empire (u. Verw.). Proc. ac. nat. sc. Philad. LVI u. LVII. 1905.
1611. —— ——, Catalogue of the land and fresh-water Mollusca of Taiwan (Formosa). Proc. ac. nat. sc. Philad. 1905.
1612. —— and **E. G. Vanatta**, Catalogue of the Species of Cerion, with Descriptions of New Forms. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1896.
1613. —— ——, Revision of the North American Slugs: Ariolimax and Aphallarion. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1896.
1614. —— ——, A Partial Revision of the Pupae of the United States. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1901.
1615. —— ——, Notes on some Hawaiian Achatinellidae and Endodontidae. Hawaiian species of Endodonta and Opeas. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1905.
1616. **Pollonera, C.**, Sulla classificazione dei Limacidi del sistema europeo. Boll. Mus. zool. Torino II. 1887.
1617. ——, Nuove spezie di Molluschi dello Scioa. Boll. Mus. zool. Torino II. 1888 ff.
1618. ——, Appunti di malacologia. VII. Limacidi di Malta. Boll. Mus. zool. Torino VI. 1891.
1619. ——, Specie nuove o mal conosciute di Arion europei. Atti ac. sc. Torino XXII. 1887.
1620. ——, Nuove contribuzione allo studio degli Arion europei, ibid. XXIV. 1889.
1621. ——, Recensement des Arionidae de la région paléarctique. Boll. Mus. Zoologia ed Anatomia comparata Torino V. 1890.
1622. ——, Molluschi terrestri e fluviatili dell'Eritrea raccolti dal Generale di Boccard. Boll. Mus. zool. Torino XIII. 1898.
1623. ——, I Zospeum italiani. Proteus III. 1905.
1624. ——, Spedizione al Ruwenzori di S. A. R. Luigi Amadeo di Savoia, Duca degli Abruzzi. II Nuove spezie di Molluschi terrestri. VII. Vaginulidae. Boll. Mus. zool. Torino XXI. 1906.
1625. **Ranke, O.**, Land- und Süßwasserconchylien der Umgegend von Lübeck. Mitt. geogr. Ges. nat. Mus. Lübeck (2) XII—XIII. 1899.
1626. **Reeve, Lovell**, On the geographical distribution of the Bulimi, a genus of terrestrial Mollusca, and on the modification of their Shell to the local physical conditions in which the species occur. Ann. of nat. hist. 2 Ser. VII. 1851. — Proc. Roy. Soc. London 1850.
1627. **Reibisch, P.**, Über die bei Gelegenheit einer Reise nach dem Kaukasus gesammelten Gehäuseschnecken. Sitzgsber. nat. Ges. Leipzig 1891/92.
1628. **Reinhardt, O.**, Planorbis riparius Westerl. in Nordwestdeutschland. Nchrbl. d. d. mal. Ges. II. 1870.
1629. ——, Über japanische Landschnecken. Jahrb. d. d. mal. Ges. IV. 1877. — Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1877.
1630. ——, Über japanische Hyalinen. Jahrb. d. d. mal. Ges. IV. 1877.
1631. ——, Bemerkungen über einige transkaukasische Pupa-Arten. Jahrb. d. d. mal. Ges. IV. 1877.
1632. ——, Über Pupa arctica Wallenberg aus der Kleinen Schneegrube im Riesengebirge. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1868.
1633. —, Über die Isthmia-Arten und ihre geographische Verbreitung. Ibid. 1879.

1634. **Reinhardt, O.,** Über die zum Subgenus Orcula Held gehörigen Pupa-Arten etc. Ibid. 1880.
1635. ——, Verzeichnis der Weichtiere der Provinz Brandenburg. 2. Ausgabe. Berlin 1899.
1636. **Retowski, O.,** Die Molluskenfauna der Krim. Mal. Bl. N. F. VI. 1883.
1637. **Ridley, P.,** Moluscos terrestres y fluviatiles de la meseta central de Costa Rica. Museo Nacional. San José, Costa Rica, 1897.
1638. **Rochebrune, A. T.,** Sur une Collection de Limnaeidae du département de la Charente. Bull. mus. Paris X. 1904.
1639. **Roi, O. le,** Die Verbreitung der Amalia marginata Drp. in Westdeutschland. Jahresber. westf. Prov.-Ver. f. Wiss. und Kunst. 1906.
1640. **Rolleston, G.,** Note on the geographical distribution of Limax agrestis, Arion hortensis and Fasciola hepatica. Zool. Anz. III. 1880.
1641. **Rosen, O. v.,** Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna des Kaukasus. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1905.
1642. ——, Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna Rußlands. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1907.
1643. **Roth, J. R.,** Über einige griechische Heliceen. Mal. Bl. III. 1857.
1644. **Saint-Simon, A. de,** Note sur les Helix carnassiers et phytophages de la Nouvelle-Calédonie. Bull. soc. d'hist. nat. Toulouse XIV. 1880.
1645. **Sarasin, P.** und **F.,** Über die Molluskenfauna der großen Süßwasserseen von Central-Celebes. Zool. Anz. XX. 1897.
1646. ——, Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. I. u. II. Die Süßwassermollusken von Celebes. Wiesbaden 1898 1899.
1647. **Scharff, R.,** Slugs of Ireland. Scientif. Transact. R. Dublin Soc. (2) IV. 1893.
1648. ——, The origin of the land and fresh-water Mollusca at present living in the British isles. Journ. of Conchol. XI. 1905.
1649. **Schepman, M. M.,** Zoological Results of the Dutch Scientific Expedition to Central Borneo. The Mollusca of the Dutch Scientific Borneo-Expedition. Notes Leyden Mus. XVII. 1896.
1650. **Schmidt, A.,** System der europäischen Clausilien und ihrer nächsten Verwandten. 1868.
1651. **Schumann, E.,** Die Binnenmollusken der Umgebung von Danzig. Schr. naturf. Ges. Danzig 1880.
1652. **Selenka, E.,** Zwei neue Nacktschnecken aus Australien. Mal. Bl. XII. 1865.
1653. **Semper, C.,** Eine neue Testacellidengattung in Australien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIX. 1869.
1654. **Sigl, C.,** Physa acuta Drp. bei München. Nchrbl. d. d. mal Ges. 1906.
1655. **Simroth, H.,** Die von Herrn von Oertzen in Griechenland gesammelten Nacktschnecken. Abhdlg. Senck. Ges. XVI. 1890.
1656. ——, Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna etc. Nova acta leop. LVI. 1891.
1657. ——, Nacktschnecken Deutsch-Ostafrika IV. 1894.
1658. —, Beiträge zur Kenntnis der portugiesischen und der ostafrikanischen Nacktschneckenfauna. Abhdlg. Senck. Ges. XVIII. 1894.
1659. ——, Nacktschnecken. Die Tierwelt Ostafrikas IV. 1896.
1660. ——, Die Nacktschnecken des russischen Reiches. St. Petersburg.
1661. ——, Zur Natur- und Entstehungsgeschichte der Südalpen. 6. intern. Zool.-Kongr. Bern 1905.
1662. —, Über eine Reihe von Nacktschnecken, die Herr Dr. Cecconi auf Cypern und in Palästina gesammelt hat. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
1663. —, Die Aufklärung der südafrikanischen Nacktschneckenfauna auf Grund des von Herrn Dr. L. Schultze mitgebrachten Materials. Zool. Anz. XXXI. 1907.

1664. **Smith, E. A.,** Descriptions of new Land-Shells from Japan and Borneo. Proc. zool. soc. London 1878.
1665. ——, Description of a new species of Carinifex from California. Proc. zool. soc. London 1875.
1666. ——, On the land-shells of St. Helena. Proc. zool. soc. London 1892.
1667. ——, On the land-shells of Western Australia. Proc. mal. soc. London I. 1894.
1668. ——, On the land-shells of the Natuna islands. Ann. nat. hist. (6) XIII. 1894.
1669. — —, A List of the land-shells of the Islands of Batchian, Ternate, and Gilolo. Proc. mal. soc. London II. 1896.
1670. ——, On a Collection of land-shells from South Celebes. Proc. mal. soc. London II. 1896.
1671. ——, A list of the Land and Freshwater Mollusca of Trinidad. Journ. of Conchol. VIII. 1896.
1672. ——, On a collection of Land and Freshwater Shells from Rotuma Island. Ann. Mag. nat. Hist. (6) XX. 1897.
1673. ——, A List of the Land-shells of the Island of Lombok, with Descriptions of New Species. Proc. mal. soc. London III. 1898.
1674. ——, On the Land-shells of Curaçao and the Neighbouring Islands. Proc. mal. soc. London III. 1898.
1675. ——, Descriptions of new species of land-shells from British New Guinea and remarks on two species from the Solomon Islands. Ann. nat. hist. (7) XVI. 1905.
1676. —— and **A. W. Feilden,** A list of the land and freshwater shells of Barbados. Ann. nat. hist. (6) VIII. 1891.
1677. **Spengler, Lor.,** Beschreibung einer neuen Art von Schnecken aus der Südsee (Helix avellana). Beschäftig. der Berlin. Gesellsch. naturf. Freunde. I. 1775.
1678. **Sporleder, A.,** Die Gehäuseschnecken der Siebenberge. Mal. Bl. XIII. 1866.
1679. **Stabile, J.,** Mollusques terrestres vivants du Piémont. Atti soc. ilal. sc. nat. VII. 1864.
1680. **Standen, R.,** Vertigo alpestris Alder in Lancashire. Journ. of Conchol. IX. 1899
1681. ——, Vertigo moulinsiana Dupuy in Cambridgeshire. Journ. of Conchol. IX. 1899.
1682. **Stein, G. am,** Beiträge zur Molluskenfauna Graubündens. Jahresb. naturf. Ges. Graub. N. F. XXXIII. 1891.
1683. **Sterki, V.,** A study of the American species of Vertigo. Proc. U. S. nat. Mus. XI. 1888.
1684. ——, Über die Beziehungen einiger europäischer und nordamerikanischer Pupiden. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXI. 1889.
1685. ——, Observations on Vallonia. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1893.
1686. **Stoll, O.,** Die geographische Verbreitung der Landschneckengattung Clausilia in Dessau. Zur Zoogeogr. landbewohn. Wirbellosen 1897.
1687. ——, Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Molluskenfauna. Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich XLIV. 1899.
1688. **Strebel, H.,** Beitrag zur Kenntnis der Fauna mexikanischer Land- und Süßwassermollusken. 1882 ff.
1689. **Strobel, P.,** Sulla non-esistenza dell' Helix hortensis al di qua della Alpi. Giorn. di Malacol. I. 1853.
1690. **Sturany, R.,** Zur Molluskenfauna der europäischen Türkei. Dazu Simroth. Ann. naturhist. Hofmus. Wien IX. 1894.
1691. ——, Über die von Dr. H. Rebel in Bulgarien 1896 gesammelten Gehäuseschnecken. Ann. naturhist. Hofmus. Wien XII. 1897.
1692. ——, Katalog der bisher bekannt gewordenen südafrikanischen Land- und Süßwassermollusken mit besonderer Berücksichtigung des von Dr. Penther gesammelten Materials. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. LXVII. 1899.

1693. **Sturany, R.,** W. A. Obrutschews Molluskenausbeute aus Hochasien. Denkschr. math.-nat. Kl. Ak. Wiss. Wien LXX. 1901.
1694. ——, Über die Verbreitung von Cylindrus obtusus Drap. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIV. 1902.
1695. ——, Beitrag zur Kenntnis der kleinasiatischen Molluskenfauna. Sitzgs.-Ber. Ak. Wien CXI. 1903.
1696. ——, Ergebnisse einer naturw. Reise zum Erdschias Dagh. Schalentragende Mollusken. Ann. naturhist. Hofmus. Wien XXII. 1906.
1697. **Sumner, F. B.,** The Varietal Tree of a Philippine Pulmonate. Trans. N. Y. Acad. Sc. XV. 1896.
1698. **Surbeck, Georg,** Die Molluskenfauna des Vierwaldstätter Sees. Revue suisse Zool. VI. 1899.
1699. **Suter, H.,** Conchyliologische Mitteilungen aus Neuseeland. Mal. Bl. N. F. XI. 1891.
1700. ——, Descriptions of some New Land Mollusca from New Zealand and Macquarie Island. Proc. malacol. Soc. London II. 1896.
1701. ——, The Land Mollusca of Stewart Island. Proc. malacol. Soc. London II. 1897.
1702. ——, Notes on some New Zealand Flammulina, with the Description of F ponsonbyi n. sp. Proc. malacol. Soc. London II. 1897.
1703. ——, A revision of the New Zealand Athoracophoridae. Proc. malac. Soc. London II. 1897.
1704. ——, Description of a New Variety and five New Species of New Zealand Land Mollusca. Proc. malacol. Soc. London III. 1899.
1705. ——, Report on the Mollusca collected by Messrs. Keith Lucas and G. L. Hodgkin in six lakes of New Zealand. Transact. N. Zealand instit. XXXVII. 1905.
1706. ——, The first-discovered New Zealand Gundlachia. Ibid.
1707. ——, Revision of the New Zealand species of the genus Isidora. Ibid.
1708. ——, Le genre Placostylus dans la Nouvelle-Zélande. Journ. de Conchyl. LIV. 1906.
1709. **Sykes, E. R.,** List of the Clausiliae of South America with the Description of a New Species. Journ. Malac. London V. 1896.
1710. ——, Preliminary Diagnoses of New Species of Non-marine Mollusca from the Hawaiian Islands. Proc. malacol. Soc. London II. 1897.
1711. ——, Note on the Clausiliae recorded from Celebes with Descriptions of two new Species. Journ. Malac. VI. 1897.
1712. ——, Descriptions of two New Species of Clausilia from the Province of Che-Kiang. Proc. malacol. Soc. London 1898.
1713. ——, Notes on the Non-Marine Mollusca of Norfolk and Phillip Islands with Descriptions of New Species. Proc. malacol. Soc. London IV. 1900.
1714. ——, The Hawaiian species of Opeas. Proc. malacol. Soc. London VI. 1904.
1715. ——, On a new species of Amastra from the Hawaiian Islands. Ann. nat. hist. XIV. 1904.
1716. **Tate, R.,** A plain and easy account of the Land and Freshwater Mollusks of Great Britain. London 1866.
1717. ——, Mollusca of Central Australia. Horn scient. Exped. Centr. Austral. II. 1896.
1718. ——, Definitions of New Species of Land Shells from South Australia. Trans. R. Soc. South Australia XXIII. 1899.
1719. **Taylor, John W.,** A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles. Leeds, Taylor Bros. 1896.
1720. ——, Descriptions of new species of Land Shells from the East Coast of Africa. Quart. Journ. of Conchol. I. 1874—78.

1721. **Taylor, John W.**, Vitrina elongata in Ireland. An Addition to the fauna of the British isles. Irish Naturalist XVI. 1907.
1722. **Templeton, R.**, On a new species of Vaginula from Ceylon. Ann. of nat. hist. 3. Ser. I. 1858.
1723. **Terver**, Observations sur quelques Mollusques du genre Helix, composant le groupe des espèces luisantes de France. Journ. de Conchyl. I. 1850.
1724. **Theobald, W.**, Descriptions of some new Burmese and Indian Helicidae . . . Journ. sc. soc. India XXVIII. 1859. XXXIII. 1865.
1725. **Tryon, G. W.**, Catalogue of the species of Limnaea inhabiting the United States. Amer. Journ. of Conchol. I. 1865.
1726. **Ulrich, A.**, Die lebenden Mollusken des Kantons Thurgau. Mitt. thurgau. nat. Ges. XII. 1896.
1727. **Varigny, H. de**, Les Mollusques voyageurs. La Nature XXVIII. 1900.
1728. **Vendryes, H.**, Systematic Catalogue of the Land and Fresh-Water Shells of Jamaica. Journ. Inst. Jamaica II. 1899.
1729. ——, Description of Two New Species of Glandina from Jamaica. Nautilus XIV. 1901.
1730. ——, New Jamaican Urocoptidae. Nautilus XV. 1901.
1731. **Villa, A. e Giov. Batt. Villa**, Sulla distribuzione oro-geografica dei Molluschi terrestri nella Lombardia. Atti soc. geol. Milano I. 1859.
1732. **Vohland, A.**, Uncinata turgida (Zglr.) Roßm. in Deutschland. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1908.
1733. ——, Die Land- und Süßwassermollusken des Triebisch-Fluß- und Bachgebietes etc. Sitzgsber. Naturf. Ges. Leipzig XXXIII. 1907.
1734. **Wagner, A. J.**, Die Arten des Genus Daudebardia Hartmann in Europa und Westasien. Denkschr. k. Ak. Wiss. Wien LXII. 1895.
1735. ——, Zur Kenntnis der Molluskenfauna Österreichs und Ungarns, sowie der angrenzenden Balkanländer. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1907.
1736. **Walker, Br.**, Report on the mollusca collected in the vicinity of Charlevoix, Michigan, etc. Bull. Mich. fish. Comm. VI. 1896.
1737. ——, The Terrestrial Mollusca of Michigan. Mich. Acad. Sc. Detroit. VIII. 1899.
1738. ——, Notes on Eastern American Ancyli. Nautilus XVII. 1903.
1739. **Watson, R. B.**, On the generic peculiarities of the distinctively Madeiran Achatinae of Lowe. Proc. zool. soc. London 1875.
1740. **Webster, R.**, New Mollusca from New Zealand. Proc. mal. soc. London VI. 1904.
1741. **Westerlund, C. A.**, Monographia Clausiliarum in regione palaearctica viventium. 1878.
1742. —, Von der Vega-Expedition in Asien gesammelte Binnenmollusken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XV. 1883.
1743. ——, Neue centralasiatische Mollusken. Ann. Mus. zool. Acad. Sc. St.-Pétersbourg 1896.
1744. ——, Synopsis Molluscorum extramarinorum regionis palaearcticae. 1897 ff.
1745. —, Sveriges, Norges, Danmarks och Finlands Land- och Sötvattens-Mollusker. Stockholm 1904.
1746. **Westermeier**, Schneckenlese in Westfalen. Natur und Offenbarung XIV. 1868.
1747. **Wiedemayr, A.**, Beiträge zur Conchylienfauna Tirols. Die Conchylien des Tales Kartitsch. Zeitschr. d. Ferdinandeums Innsbruck (3) XLIV. 1900.
1748. **Wiegmann, F.**, Landmollusken (Stylommatophoren). Zootomischer Teil. (Wiss. Reiseergebn. Kükenthal, Bd. 2, Heft 3.) Abh. Senckenberg. nat. Ges. XXIV. 1898.
1749. **Wohlberedt, Otto**, Molluskenfauna des Königreichs Sachsen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.

1750. **Wohlberedt, Otto,** Nachtrag zur Molluskenfauna des Königreichs Sachsen. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.
1751. ——, Conchyliologischer Ausflug nach Montenegro. Abhdlgen. naturf. Ges. Görlitz XXII. 1901.
1752. ——, Nachtrag dazu. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXV. 1903.
1753. ——, Zur Molluskenfauna von Montenegro. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
1754. **Woodward, B. B.,** The British species of Vallonia. Journ. of Conchol. XI. 1904.
1755. **Wüst, E.,** Zur Ausbreitung der Helix (Xerophila) obvia Hartm. in Deutschland. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1903.

H. Paläontologie.

1756. **Abbott, W. J. L.,** The Hastings Kitchen Middens. Journ. Anthrop. Inst. Gr. Brit. 1896.
1757. **Ashford, Ch.,** Notes on Bulimus heterostomus of the Eocene, Isle of Wight. Journ. of Conchol. III. 1881.
1758. **Babor, J. F.,** Beiträge zur Kenntnis der tertiären Binnenconchylienfauna Böhmens. I. Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. math.-naturw. Kl. 1897.
1759. ——, Die Weichtiere des böhmischen Plistocäns und Holocäns. Arch. Landesdurchf. Böhmens XI. 1905.
1760. **Billups, A. C.,** Fossil Land Shells of the Old Forest Bed of the Ohio River. Nautilus XVI. 1902.
1761. **Bleicher,** Sur la découverte de coquilles terrestres tertiaires dans le tuf volcanique du Limburg (Kaiserstuhl, Grand-Duché de Baden). Compt. rend. CXIII. 1892.
1762. **Böttger, O.,** Ostdeutsche Arten im Moosbacher Sand. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XVII. 1885.
1763. ——, Lebende Vertreter zweier Hochheimer untermiocäner Landschnecken. N. Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Pal. II 1884.
1764. ——, Die Entwicklung der Pupa-Arten des Mittelrheingebietes in Zeit und Raum. Jahrb. Nass. Ver. Naturk. XLII. 1889.
1765. ——, Neue Helix-Formen aus dem Mainzer Tertiär. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXIX. 1897.
1766. ——, Über die tertiären Landschnecken aus der Gattung Vallonia im Mainzer Becken etc. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1903.
1767. ——, Zwei neue Landschnecken aus dem Tertiärkalk von Hochheim. Ibid.
1768. **Bullen, R. A.,** Note on Non-marine Mollusca obtained from Holocene and Pleistocene Deposits at Buckland, Dover. Proc. mal. soc. London III. 1898.
1769. ——, Notes on Land-shells from a Holocene Deposit at the Horseshoe Pit, Colley Hill, Reigate. Proc. mal. soc. London III. 1899.
1770. ——, Notes on the Pleistocene non-marine Mollusca at Portland Bila; and on Holocene Mollusca from (1) West Harnham etc. Proc. mal. soc. London V. 1903.
1771. ——, Notes on land and freshwater shells from the Alhambra Ditch, Granada, Andalusia, Spain; on recent land-shells from various localities near Carmona, province of Sevilla; and on land, fresh-water, and marine shells from Holocene Deposits, Carmona. Proc. mal. soc. London VI. 1905.
1772. ——, Notes on Pleistocene and recent shells from Crete. Proc. mal soc. London VI. 1905.
1773. ——, Notes on a Holocene Deposit at Harlton, Cambr. Proc. mal. soc. London VII. 1906.

1774. **Clessin, S.**, Zur Conchylienfauna des Löß im Gebiete der Donau. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906.
1775. ——, Die Conchylien des Löß der Umgebung von Regensburg. Ber. nat. Ver. Regensburg X. 1905.
1776. ——, Eine altalluviale Conchylienfauna bei Pürklgut. Ibid.
1777. ——, Die Conchylien des Löß des mittleren Donautales. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1905.
1778. ——, Die Conchylienfauna eines pleistocänen Tufflagers im Tale der Schwarzen Laaber bei Regensburg. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1902.
1779. **Cockerell, T. D. A.**, A new fossil Ashmunella. Nautilus XVI. 1902.
1780. ——, The fossil mollusca of Florissant, Colorado. Bull. amer. Mus. XXII. 1906.
1781. ——, A new Tertiary Planorbis. Nautilus XIX. 1906.
1782. **Cotter, J. C. B.**, Sur les Mollusques terrestres de la nappe basaltique de Lisbonne. Comm. Direc. Serv. géol. Portugal IV. 1901.
1783. **Fischer, P.**, Viquesnelia Dussumieri n. sp. Journ. de Conchyl. V. 1857.
1784. ——, Sur l'existence de Mollusques pulmonés terrestres dans le terrain permien de Saône-et-Loire. Compt rend. C. 1885.
1785. ——, Description d'une nouvelle espèce de Dendropupa du terrain permien de Saône-et-Loire. Journ. de Conchyl. XXXIII. 1886.
1786. ——, Sur les caractères de la faune conchyliologique terrestre et fluviatile recemment éteinte du Sahara. Compt. rend. CXII. 1891.
1787. **Friedberg, W. S. v.**, Eine sarmatische Fauna aus der Umgegend von Tarnobrzeg in Westgalizien. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien CXIV. 1905.
1788. **Fuller, M. L.** and **F. G. Clapp**, Marl-Löss of the lower Wabash Valley. Bull. geol. soc. Am. XIV. 1903.
1789. **Gorjanović-Kramberger, K.**, Über die Gattung Valenciennesia und einige unterpontische Limnäen. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Valenciennesia und ihre Verhältnisse zur Gattung Limnaea. Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarn XIII. 1901.
1790. **Gredler, P. V.**, Zur Torf-Fauna. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.
1791. **Gregorio, A. de**, Deux nouveaux depôts d'Elephas antiquus dans le quaternaire des environs de Palerme. Ann. Géol. Pal. XXVI. 1899.
1792. **Gulick, A.**, The fossil land shells of Bermuda. Proc. ac. Philad. 1904.
1793. **Gutzwiller, A.**, Die eocänen Süßwasserkalke im Plateaujura bei Basel. Abh. schweiz. pal. Ges. XXII. 1906.
1794. **Hilgendorf, F.**, Der Übergang des Planorbis multiformis trochiformis zum Planorbis multiformis oxystomus. Arch. Nat. LXVII. Festschr. 1901.
1795. **Hocker, F.**, Die Conchylienfauna der diluvialen Sand- und Tuffablagerung bei Brüheim im Herzogtum Gotha. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXX. 1898.
1796. ——, Zur Kenntnis der pleistocänen Helix (Tachea) tonnensis Sdbg. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXI. 1899.
1797. ——, Nachtrag zum Verzeichnis der in der diluvialen Sand- und Tuffablagerung von Brüheim bei Gotha vorkommenden Conchylien. Nchrbl. d. d. mal. Ges. 1907.
1798. **Johnson, Ch. W.**, A New Pliocene Polygyra from Florida. Nautilus XIII. 1899.
1799. **Johnson, J. P.**, The Pleistocene Fauna of West Witterling. Proc. Geol. Assoc. London XVII. 1901.
1800. **Kennard, A. S.** and **B. B. Woodward**, The Mollusca of the English Cave-Deposits. Proc. malacol. Soc. London II. 1897.
1801. —— ——, The Post-Pliocene Mollusca of Essex. With contributions by Wilfred Mark Webb. Essex Natur. X. 1897.
1802. —— ——, The Pleistocene Non-Marine Mollusca of Ilford. Proc. Geol. Ass. London XVI. 1900.

1803. **Kennard, A. S.** and **B. B. Woodward**, Note on the Occurence of Planorbis stroemii, Westerlund, in the Holocene Deposits of the Thames Valley. Proc. malacol. Soc. London IV. 1901.
1804. ——— ———, The Post-Pliocene Non-marine Mollusca of the South of England. Proc. Geol. Assoc. London XVII. 1901.
1805. ——— ———, On the Non-Marine Mollusca from the Holocene Deposits at London Wall and Westminster. Proc. malacol. Soc. London V. 1902.
1806. ——— ———, On the occurrence of Planorbis vorticulus Troschel in the Pleistocene of England, with notes on some other pleistocene mollusca. Proc. malacol. Soc. London VI. 1905.
1807. ——— ———, On the occurrence of Vertigo parcedentata Al. Braun in Holocene deposits in Great Britain. Proc. malacol. Soc. London VII. 1906.
1808. ——— ———, On sections in Holocene Alluvium of the Thames at Staines and Wargrave. Proc. Geol. Soc. London XIX. 1906.
1809. ——— ———, Post-Pliocene Mollusca of the Mylne Collection. Proc. malacol. Soc. London VII. 1907.
1810. **Klika, Gl.**, Die tertiären Land- und Süßwasserconchylien des nordwestlichen Böhmens. Arch. naturw. Landesdurchforschung Böhmens VII. 1891.
1811. **Kobelt, W.**, Die subfossile Helix foetens im Saaltale. Nchrbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
1812. ———, Neue Pulmonaten aus der Kohlenformation. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XVI. 1884.
1813. **Kormos, Th.**, Vorl. Bericht über eine interessante pleistocäne Molluskenfauna in Südungarn. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIX. 1907.
1814. **Lemon, J. H.**, Interglacial Shells at Toronto, Canada. Nautilus XII. 1898.
1815. **Locard, A.**, Note sur les coquilles terrestres de la faune quaternaire de la Baume-d'Hostun (Drôme). Paris 1891.
1816. **Maillard, G.**, Monographie des Mollusques tertiaires terrestres et fluviatiles de la Suisse. Abhdlgn. Schweiz. pal. Ges. XVIII. 1892.
1817. **Marchand, J.**, Note sur un nouveau gisement à Helix delphinensis. Bull. Soc. Sc. nat. Ain VI. 1897.
1818. **Miller, K.**, Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg LVI. 1900.
1819. **Monterosato, M. A.**, Conchiglie terrestri viventi e fossili di Monte Pellegrino. Natural. sizil. XII. 1894.
1820. **Müller, K.**, Alttertiäre Land- und Süßwasserschnecken der Ulmer Gegend. Jahresb. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg LXIII. 1907.
1821. **Munthe, H.**, Om postglaciale aflagringar med Ancylus fluviatilis. Öfvers. K. Vet. Ak. Förhandlgr. XLIV. 1888.
1822. **Nehring, A.**, Einige Notizen über das Vorkommen resp. Nichtvorkommen der Helix pomatia im Diluvium Deutschlands. Sitzsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1888.
1823. **Newton, R. B.**, Systematic list of the Frederick E. Edwards Collection of British oligocene and eocene mollusca in the British Museum. 1891.
1824. ———, Pleistocene Shells from the Raised Beach Deposits of the Red Sea. Geol. Magaz. N. S. (4) VII. 1900.
1825. ———, The Geological Distribution of Extinct British Non-Marine Mollusca. Journ. of Conchol. X. 1901.
1826. ——— and **G. F. Harris**, Descriptions of some new or little known shells of Pulmonate Mollusca from the Oligocene and oligocene formations of England. Proc. mal. soc. London I. 1895.
1827. **Nordenskiöld, E.**, Östersjöns nutida sötvattensmolluskfauna jämförd med Ancylussjöns. Bih. svenska Vet.-Akad. Handl. XXVI. 1900.

1828. **Oppenheim, P.**, Zur Kenntnis der alttertiären Binnenmollusken Südost-Frankreichs. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. LII. 1900.
1829. ——, Die Land- und Süßwasserschnecken der Vicentiner Eocänbildungen. Denkschr. math.-nat. Kl. Ak. Wien LVII. 1891.
1830. **Pallary, P.**, Sur des Hélices bidentées de l'Oligocène algérien. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 1899.
1831. **Penecke, C. A.**, Die Molluskenfauna des untermiocänen Süßwasserkalkes von Reun in Steiermark. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. XLIII. 1892.
1832. **Pilsbry, H. A.**, The Affinities of Floridian Miocene Land Snails. Proc. acad. nat. sc. Philad. 1897.
1833. ——, Planorbis alabamensis and dilatatus in the Floridian Pliocene. Nautilus XIX. 1905.
1834. **Quilter, H. E.**, The glacial period and British non-marine Mollusca. The Conchologist I. 1891.
1835. **Raulin, V.**, Succession des mollusques terrestres et d'eau douce dans le bassin tertiaire de l'Aquitaine. Bull. Soc. géol. France (3) XXVIII. 1900.
1836. **Reis, O. M.**, Über Palaeorbis. Geognost. Jahresh. XVI. 1905.
1837. **Sacco, F.**, Rivista della fauna malacologica fossile terrestre, lacustre e salmastra del Piemonte. Boll. soc. mal. ital. XII. 1887.
1838. **Sandberger, F.**, Bemerkungen über einige Heliceen im Bernstein der preuß. Küsten. Schr. nat. Ges. Danzig. N. F. VI. 1887.
1839. ——, Pupa (Vertigo) parcedentata-Genesii und ihre Varietätenreihe in der Eiszeit und der gegenwärtigen Periode. Verhdlgn. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. XX. 1887.
1840. **Schubert, R. J.**, Beitrag zur Kenntnis der pleistocänen Conchylienfauna Böhmens. Sitz.-Ber. deutsch. nat.-med. Ver. Lotos Prag. N. F. XVIII. 1898.
1841. **Schumacher, E.**, Über eine merkwürdige Conchylienfauna aus den Lößprofilen von Achenheim und Bläsheim. Ber. 30. Vers. oberrhein. geol. Ver. 1897.
1842. **Schumann, E.**, Schnecken im Bernstein. Mal. Bl. N. F. VII. 1884.
1843. **Schmidt, O.**, Zur Molluskenfauna von Weimar, mit Berücksichtigung der in den pleistocänen Ablagerungen vorkommenden Arten. Jahrb. d. d. mal. Ges. VIII. 1880.
1844. **Stearns, R. E. C.**, Fossil Land Shells of the John Day Region with Notes on Related Living Species. Proc. Washington Acad. Sc. II. 1900.
1845. ——, Fossil Shells of the John Day Region. Science. N. S. XV. 1902.
1846. **Sterki, V.**, Diluviale Schnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XIV.
1847. **Steusloff, U.**, Beiträge zur Fauna und Flora des Quartärs in Mecklenburg. Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenburg LXI. 1907.
1848. **Teisseyre, W.**, Eine Bemerkung über das Vorkommen von Helix-Schichten in der mäotischen Stufe in Rumänien. Verh. geol. Reichsanst. Wien 1899.
1849. **Vincent, G.**, Note sur un gite fossilifère quaternaire observé à Veeweyde près de Duysburg (Succinea). Soc. mal. Belg. 1886.
1850. **Viguier, C.**, Monoceros et Parmacella du Pliocène de Montpellier d'après Gervais. Bull. Soc. géol. France (3) XVIII. 1891.
1851. **Walker, B.**, Mollusca contemporaneous with the Mastodon. Nautilus XI. 1898.
1852. **Weiß, A.**, Die Conchylienfauna der altpleistocänen Travertine des Weimarisch-Taubacher Kalktuffbeckens. (I. Nachtr.) Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXVIII. 1896.
1853. ——, Über die Conchylienfauna der interglacialen Travertine des Weimarisch-Taubacher Kalktuffbeckens. Eine revidierte Liste der bis jetzt gefundenen Conchylien. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. XLVIII. 1896.
1854. ——, Über die Conchylienfauna der interglacialen Travertine (Kalktuffe) von Burgtonna und Gräfentonna in Thüringen. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. II. 1897.
1855. ——, Die Conchylienfauna der Kiese von Süßenborn bei Weimar. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. LI. 1899.

1856. **Whitfield, R. P.**, Notice sur un nouveau genre . . . de Mollusques pulmonés du carbonifère de l'Ohio, et observations sur la Dawsonella. Arch. sc. phys. et nat. Genève V. 1880.
1857. **Wittich, E.**, Diluviale und rezente Conchylienfaunen der Darmstädter Gegend. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIV. 1902.
1858. ——, Diluviale Conchylienfaunen aus Rheinhessen. Ibid.
1859. **Woodward, B. B.**, Drift and Underlying Deposits of Newquay, Cornwall. Geol. Mag. (N. S.) V. 1908. Dazu Kennard and Woodward (s. o.).
1860. **Woolman, L.**, Fossil Mollusks and Diatoms from the Dismal Swamp, Virginia and North Carolina; Indication of the Geological Age of the Deposit. Proc. ac. nat. sc. Philad. 1898.
1861. **Wüst, E.**, Helix banatica (= Canthensis Beyr.) aus dem Kalktuffe von Bilzingsleben. Zeitschr. Nat. LXXIV. 1901.
1862. ——, Beiträge zur Kenntnis des pleistocänen Kalktuffes von Schwanebeck bei Halberstadt. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. LIV. 1902.
1863. ——, Pleistocäne Flußablagerungen mit Succinea Schumacherii Andr. in Thüringen und im nördlichen Harzvorlande. Zeitschr. f. Naturw. LXXV. 1903.
1864. ——, Der Conchylienbestand der Kiese im Liegenden der Travertine von Weimar. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XXXIX. 1907.
1865. ——, Fossilführende plistocäne Holtemme-Schotter bei Halberstadt. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. 1907.
1866. ——, Ein fossilführender plistocäner Mergel im Weidatale zwischen Stedten und Schraplau. Zeitschr. f. Naturw. LXXVIII. 1907.
1867. ——, Über Helix (Vallonia) saxoniana Sterki. Ibid.

A. Morphologie.

Die Lungenschnecken zeigen trotz einem großen systematischen Reichtum doch von allen Gastropodenordnungen das höchste Gleichmaß der Gestalt. Wenn man, wie ich es aus allgemeinen theoretischen Gründen tue, vom Lande ausgeht, dann fällt der Mangel an äußerer Differenzierung nicht weiter auf, da der terrestrische Aufenthalt der Schleimhaut am wenigsten extravagante Auswüchse gestattet und damit auch die Schale keine besonderen Anhänge oder Erweiterungen aufweist. Um so mehr Aufmerksamkeit ist dann aber auch anscheinend kleinen Differenzen zuzuwenden und zu prüfen, ob sie tiefgreifende Bedeutung haben.

I. Die äußere Körperform.

a. Allgemeine Körperproportionen.

Bei allen Pulmonaten bildet, da sie durchweg Bodenformen sind, der Fuß als eine flache Sohle die untere Körperbegrenzung in der ganzen Länge des Tieres, so daß nur vorn der Kopf ein wenig das Sohlenende überragt. Die Breite der Sohle bedingt zumeist die Form der Schnecke, so daß ihre Schmalheit auf einen schlanken Körper deutet und umgekehrt, doch ohne strengere Abhängigkeit, da namentlich Vaginuliden, Oncidiiden und manche Janelliden ihr Notäum z. T. seitlich weit hinausschieben über die Sohle. Den höchsten Wechsel in der Konfiguration mögen vielleicht die Testacellen ausführen, deren Sohlenlänge im ausgestreckten Zustande die Breite um ein Vielfaches übertrifft, vielleicht bis zum Zehnfachen, während umgekehrt in maximaler Verkürzung die Breite ein mehrfaches von der Länge ausmacht. Auch unser großer *Arion* vermag sich auffallend zu verkürzen (V. 29). Von diesem Fuß, der vorn breit abgestutzt ist und hinten sich zuspitzt, erheben sich die seitlichen Körperwände, indem sie, bald anfangs senkrecht emporsteigend, bald erst nach außen sich erweiternd, bald gleich von Anfang an konvergierend, dem Mantel, d. h. der Schalenmündung, zustreben. Man geht also am einfachsten vom Mantel aus, der die Mitte des Rückens einzunehmen pflegt. Hier findet nun ein reicher Wechsel statt, je nach der Ausbildung der Schale und des Mantels, so zwar, daß man zweifeln darf, ob man überall den Ursprung von der normalen Aufwindung des Eingeweidesacks und der Schale,

nach dem Gesetz der logarithmischen Conchospirale, zu nehmen habe, oder aber, ob sich diese von einem flachen Schalenplättchen aus erst innerhalb unserer Ordnung herausgebildet habe. Für die letztere Annahme sprechen die Vaginuliden, bei denen der Embryo nach der Entdeckung der Sarasins das flache Blättchen einfach abwirft. Wir erhalten damit eine Nacktschneckenform, die sich schon in dieser Hinsicht allen übrigen scharf gegenüberstellt. Die Mantelwülste, welche durch ihr nach der Rückenmitte gerichtetes Wachstum das Abwerfen der Schale besorgen, treffen schließlich in der Medianlinie zusammen, so daß die ganze Rückenfläche ein einheitliches Mantelfeld darstellt, das als Notäum oder Notum bezeichnet wird. So stehen die Vaginuliden in erweitertem Sinne, vermutlich mit Einschluß der Oncidiiden, welche die Schale in der Form der symmetrischen Kappe des *Veliger*-Schälchens abwerfen, allen übrigen Pulmonaten scharf gegenüber. Man könnte sie als die echten oder genuinen Nacktschnecken im engsten Sinne bezeichnen.

Alle übrigen Pulmonaten haben vermutlich eine Schale oder Reste von ihr und damit einen umschriebenen Mantel. Im allgemeinen nimmt die Schale die bruchsackartig ausgestülpten Eingeweide auf; doch liegen sie bei den Formen, die eine flache, den ganzen Rücken überziehende Schale haben, wie *Ancylus* und *Siphonaria*, von Anfang an der Sohle parallel im Körper, genau so bei den Soleoliferen. Andererseits wird derselbe Zustand erreicht bei den sekundären Nacktschnecken, die von Gehäuseschnecken sich ableiten. Bei ihnen ist, wie man an allerlei Zwischenstufen verfolgen kann, der Intestinalsack nachträglich in den Fuß, wie man sagt, herabgedrückt. Die Körperform, bei der die Rückenfläche der Sohlenfläche mehr oder weniger parallel geht, ist demnach auf ganz verschiedenem Wege durch Konvergenz entstanden; sie hat mindestens drei selbständige Wurzeln: *Ancylus, Gundlachia, Latia, Otina, Siphonaria* — Soleoliferen — die übrigen Nacktschnecken. Wie sich die Wurzeln noch weiter spalten, bleibt zunächst unberücksichtigt.

Die Nacktschneckenform zeigt am besten die kompakten Umrisse der Pulmonaten; von Anhängen kommen, da der Penis eingestülpt wird und ein inneres Organ darstellt, nur die Tentakel und Lippenwülste in Betracht. Bei beschalten Formen des süßen Wassers können noch besondere Mantelanhänge als sekundäre oder adaptive Kiemen auftreten, ebenso auf dem Notäum der Oncidiiden, zudem kann der Mantelrand sich in verschiedene Lappen ausziehen; bei manchen Tropenschnecken kommt noch ein hornartiger Vorsprung über dem Fußende dazu. Damit ist die ganze Skala äußerer Anhänge erschöpft.

Die Form wird weiterhin, was dem Sammler als Hauptsache gilt, durch die schlankere oder gedrücktere Gestalt der Schale bestimmt. Sie hat bei allen denen, wo sie auf Retraction den Weichkörper zu bergen vermag, die übliche Lage auf der Mitte des Rückens. Bei Testacellen, Daudebardien und Streptostylen aber ist der Vorderkörper so weit ver-

längert, daß die Schale ans Hinterende des wurmförmigen Leibes gerückt erscheint. Bei Halbnacktschnecken des Landes wird sie mehr oder weniger weit von Mantellappen überdeckt. Wenn diese zuletzt ganz und gar sich über der Schale schließen und bis auf einen feinen Gang miteinander verwachsen, dann entsteht der Nacktschneckenkörper, der die allerverschiedenste Ausgestaltung erfährt. Bei *Ostracolethe* bleibt die Schale als normaler Bruchsack erhalten, *Philomycus* nimmt umgekehrt die Umrisse der Vaginuliden an, so daß das Mantelfeld den Rücken bedeckt, wenn dieser seitlich bis zum Fußrand herunterreicht. Ähnlich unter den Vaginuliden bei *Atopos*, so daß nur eine tiefe spaltförmige Rinne rings den Mantelrand von der Sohle trennt (VII, 3). Meist behält der Mantel der Nacktschnecken das normale Feld auf der Rückenmitte, das die gewundene Schale trug, so bei Arioniden, Limaciden, Urocycliden. Bei anderen, namentlich bei manchen Raublungenschnecken, wie *Trigonochlamys* (IV, 14), verkleinert sich das Feld beträchtlich, läßt aber noch den vorspringenden Mantelrand erkennen. Bei den Janelliden verschwindet auch dieser, und das Mantelfeld wird ganz rudimentär. Bei *Selenochlamys* (IV, 7. 8) rückt ein minimales Mantelfeld an das Hinterende, wie die Schale der Testacelliden, bei *Apera* (IV, 9—11) ist es so rudimentär, wie bei den Janelliden, liegt aber ganz gegen das Hinterende auf der Mitte des Rückens. Hier kommen die allerverschiedensten Kombinationen zu wege, je nach der Ausbildung der Schnecke zu einem Fleisch- oder Pflanzenfresser.

Der Querschnitt des Leibes kann stark wechseln. Meist ist er rundlich und nimmt mehr als einen Halbkreis ein, wobei die Sohle die abschließende Sehne bildet. In anderen Fällen ist der Leib mehr flachgedrückt, in wieder anderen aber seitlich komprimiert, am stärksten wohl bei *Plutonia* (VI. 21). Dabei kann er oben sich zuschärfen, er wird gekielt bei den Atopiden (VII, 1—3) über die ganze Rückenlänge, bei vielen anderen aber nur gegen das Hinterende oder doch erst vom Mantel an, wobei man diesen Teil des Leibes, solange er keine Eingeweide aufnimmt, meist als Schwanz bezeichnet, ein Terminus, der keinen höheren Wert hat. Der Kiel beginnt bei den beschalten Formen zumeist erst ein Stück hinter der Schale, da sich zunächst eine dreieckige Fläche ausbildet, auf welcher die Schale ruht.

Lage der Leibesöffnungen.

Bei dem relativen Gleichmaß der äußeren Umrisse gewinnt die Lage der verschiedenen Leibesöffnungen hervorragende Bedeutung. Man kann unterscheiden den Mund, den After, das Atemloch oder Pneumostom, den Genitalporus, den Nierenporus sowie die Öffnung der Fuß- und Schwanzdrüse.

Die Mundöffnung liegt vorn in der Mittelebene. Nur manche Oncididen verbreitern das Notäum auch im vorderen Umfange über die Schnauzenöffnung hinaus.

Der After verbindet sich mit dem Pneumostom und dem Nierenporus, er richtet sich im allgemeinen nach der Aufwindung, so daß er bei rechtsgewundenen rechts, bei linksgewundenen links liegt. Nur bei *Apera* findet sich die gemeinsame Öffnung in der Mittellinie des Rückens gegen das Hinterende. Unter den Soleoliferen liegen die Öffnungen bei *Atopos* rechts vorn, bei Vaginuliden und Oncidiiden sind sie fast bis an das Hinterende verlagert, wobei wieder die letzteren durch die Abtrennung des Afters vom Pneumostom die größte Abweichung zeigen (VII, 9).

Das Pneumostom oder die Lungenöffnung kann als Porus fehlen, wenn, wie bei den Ancyliden, keine Lunge zur Ausbildung gekommen ist. Auch bei *Miratesta* kann von einer solchen nicht geredet werden. Ebenso ist, nach Pelseneers Auffassung, den Vaginuliden mit der Lunge das Pneumostom abhanden gekommen. Das Verhältnis zwischen Pneumostom und After wechselt insofern ein wenig, als beide frei nebeneinander nach außen münden können, wie bei den Ackerschnecken etwa und noch mehr bei den *Oncidiiden* (s. o.), oder aber das Integument der Umgebung sich noch weiter einstülpt, wo dann eine kurze Kloake entsteht, in deren Seitenwand der After liegt. Ähnlichen und noch größeren Schwankungen unterliegt der Nierenporus, der ebensowohl neben dem Pneumostom oder bei mangelnder Ureterbildung tief in der Lungenhöhle liegen kann, als er sich mit dem Enddarm und der Lungenöffnung zu einer Kloake verbindet. Bei den Janelliden zeigen die drei Öffnungen verschiedene Verhältnisse auf dem engen Raume des kleinen Mantelfeldes. Ähnlich ist es mit der Trennung bei den Basommatophoren, nur daß die drei Öffnungen hier, im Verhältnis zum wohlentwickelten Mantel, relativ näher zusammenliegen. Bei *Auricula* rückt der After ganz in die Atemhöhle hinein, aus der eine Analrinne die Faeces nach außen leitet.

Die Geschlechtsöffnung ist in den meisten Fällen einfach, so daß männliche und weibliche Endwege in ein gemeinsames Atrium genitale auslaufen. Das liegt dann immer rechts vorn, bisweilen sehr nahe an den rechten Ommatophor gerückt, bisweilen etwas weiter zurück, wie bei den Arioniden und manchen Raublungenschnecken, *Paryphanta* u. a. Bei den Succineen verkürzt sich das Atrium, so daß manchmal schon von einer Trennung der männlichen und weiblichen Öffnung die Rede ist. Sie wird schärfer bei Basommatophoren, wobei der männliche Porus stets vor dem weiblichen liegt. Eine Reihe von Abstufungen treffen wir bei den Soleoliferen; *Atopos* hat zwar die Öffnungen bereits getrennt, die männliche ganz vorn, die weibliche dicht dahinter, bei *Vaginula* rückt die weibliche bis in die Mitte des Leibes und weiter nach rückwärts, und bei den Oncidien liegt sie ganz hinten neben dem Körperende. Überall, wo die beiden Pori getrennt sind, läuft unter der Haut ein Samenleiter von der weiblichen Öffnung zur männlichen, außer bei der Auriculide *Pythia*, wo statt dessen nach Plate eine äußere Flimmerrinne das Sperma leitet. Bei den Oncidiiden besteht die Flimmerrinne neben dem

Vas deferens, so daß eine äußere und innere Verbindung besteht. Bei den Stylommatophoren liegt die einfache Geschlechtsöffnung in einer besonderen Hautrinne, der Genitalfurche. Es ist nicht ausgeschlossen, daß beide Rinnen homolog sind (s. u.).

Die Fußdrüse, die bei den Landformen weit besser entwickelt ist, ist stets eine Sohlenranddrüse, die sich spaltförmig vor der Sohle öffnet. Ihr steht bei den Zonitiden die Öffnung der Schwanzdrüse am Hinterende gegenüber, oft von dem erwähnten hornartigen Vorsprung des gekielten Rückens überragt. Schwächere Grade treten sporadisch bei anderen Formen auf: *Streptostyla*, Arioniden.

Retraktion.

So ergeben sich bei aller Gleichförmigkeit der Umrisse doch eine Menge von morphologischen Differenzierungen. Sie werden erhöht durch das verschiedene Benehmen der Basommatophoren und Stylommatophoren beim Rückzug in die Schale, soweit er möglich ist. Die meisten Wasserschnecken ziehen einfach den Körper eine Strecke weit zurück, während die beschalten Landformen mit ihrem losgelösten Spindelmuskel eine weit tiefere Einstülpung besorgen. Dabei legen sich, im Gegensatze zu den Vorderkiemern, die seitlichen Fußränder aneinander. Nach völligem Rückzuge kommt es zur Abscheidung des Trocken- oder Winterdeckels, des Epiphragmas, der wieder abgeworfen wird. Doch stehe ich auf dem Standpunkte, daß der Verschlußapparat der Clausilien, eben das Clausilium, nichts anderes darstellt als ein dauerndes derartiges Operculum, das sich mit der Schalenspindel verbunden hat. Eine andere ähnliche Verbindung zeigt der Deckel der *Thyrophorella*, und es bedarf der Nachuntersuchung, ob die eben ausgeschlüpfte *Parmacella* nach Webb und Berthelots Angaben ein Operculum auf dem Fußrücken trägt, nach Art der Prosobranchien, das sie später abwirft. *Amphibola* endlich trägt allein das echte Operculum zeitlebens.

Daß der Aufenthalt im Wasser und auf dem Lande ebenso für die Tentakel und ihre Formen Differenzen bedingt, wurde bereits erwähnt Zu betonen ist nur, daß auch manche Stylommatophoren nur zwei kaum einstülpbare Fühler besitzen, und daß bei sehr kleinen Formen mit einstülpbaren Tentakeln sich unter Umständen bloß die Ommatophoren herausbilden, wie denn andererseits die Lippenwülste ein drittes Fühlerpaar vorstellen können, das sich indes niemals einkrämpelt.

b. Die Formen der einzelnen Körperabschnitte.

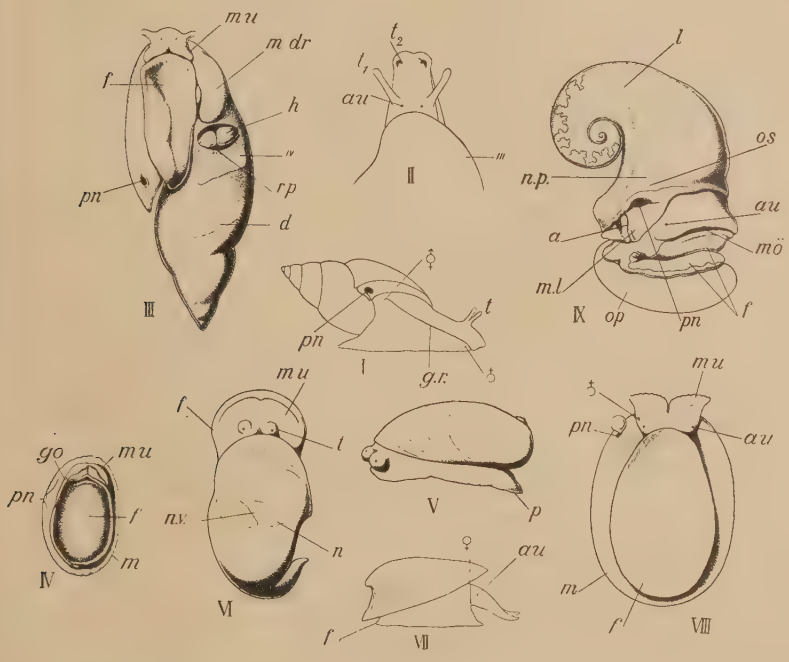
Wie aus vorstehendem ersichtlich, würde man den Körper einer Lungenschnecke meist in Kopf, Fuß und Mantel einteilen, wobei der hintere Teil des Fußes oft Schwanz heißt. In der Tat paßt die Gliederung gut für manche Nackt- und für die Napfschnecken. Am wenigsten scharf läßt

sich der Fuß abgrenzen. Oft genug wird ihm die Gegend hinter dem Kopf in der Nomenklatur entzogen und als Nacken bezeichnet. Die richtigste Einteilung wäre wohl in Körper, Mantel und Kriechleiste oder Sohle. Doch mag's beim hergebrachten bleiben.

1. Der Kopf.

Der Kopf, durch Schnauze und Tentakel charakterisiert als der Körperabschnitt, der vor der Sohle liegt, ist doch nirgends scharf abgesetzt,

Fig. 1.

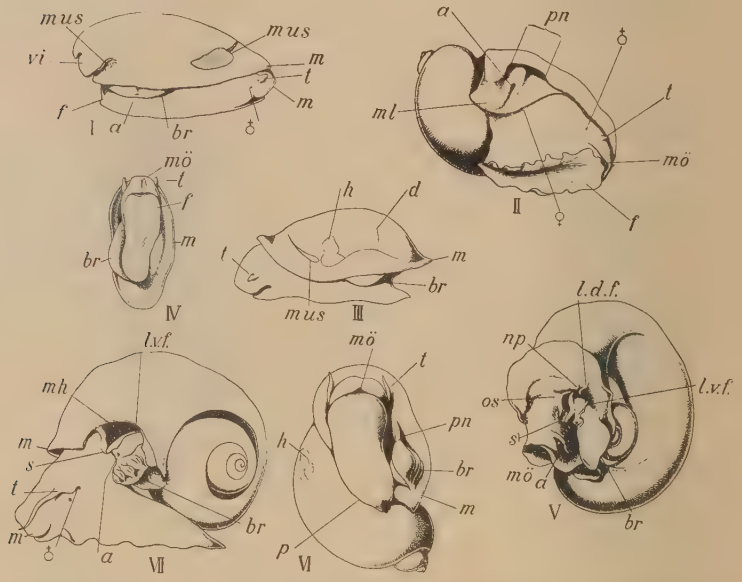


I–III Auricula myosotis. *I* lebende Schnecke von rechts, *II* Kopf von oben, *III* das aus der Schale genommene Tier von unten. *IV Siphonaria pectinata* von unten. *V, VI Otina otis.* *V* lebende Schnecke von links, *VI* das aus der Schale genommene Tier von unten. *VII, VIII Gadinia Garnoti.* *VII* lebende Schnecke von links, *VIII* dieselbe von unten. *IX Amphibola nux avellanae* aus der Schale genommen von rechts und vorn. — *a* After, Afterfurche. *au* Auge. *d* Darm. *f* Fuß. *g ö* Geschlechtsöffnung von *Siphonaria*. *gr* Genitalfurche. *h* Herz. *l* Grenze der Lunge. *m* Mantel. *ml* unterer Mantellappen. *mö* Mundöffnung. *mu* Mundlappen. *mdr* Manteldrüse. *n* Niere. *np* Lage der Nierenöffnung. *nv* Nierenvene. *op* Deckel. *os* Lage des Osphradiums. *pn* Pneumostoms. *rp* Renopericardialgang. *t* Tentakel. Nach Pelseneer, *IV* nach Köhler.

und zwar um so weniger, je weiter bei Landpulmonaten die Einkrempelung geht. Da ist es bedeutungsvoll, daß sich an die Wasserschnecken in bezug auf Retractionsfähigkeit die Nacktschnecken anschließen, freilich nur

eine Folge von Konvergenz. Limaciden und Arioniden vermögen den Mund wohl etwas weiter zurückzuziehen und noch einzukrempeln, Soleoliferen gar nicht mehr. Bei ihnen ist wohl die Abgrenzung des Kopfes am schärfsten, insofern das Notum eine breite Duplicatur bildet; es entsteht eine Tasche, in die sich der Kopf, dessen Nackengrenze eben in die Duplicatur übergeht, zurückziehen kann. Wenn Plate bei den Janelliden die

Fig. 2.



I Latia neritoides von rechts, ohne Schale. *II Chilina Mülleri*, ohne Schale, von rechts. *III Gundlachia*, ohne Schale, von links. *IV Ancylus lacustris* von unten. *V Planorbis corneus*, ohne Schale, von links und vorn. *VI Bulinus tabulatus* von unten. *VII Pulmobranchia* (*Bulinus*) *lamellata*, ohne Schale, von links. Ein Stück des Mantels über dem Pneumostom ist herausgeschnitten. — *a* After. *br* Kieme. *d* Darm. *f* Fuß. *h* Herz. *ldf* linke dorsale, *lvf* linke ventrale Falte der Atemhöhle. *m* Mantel. *mh* Mantelhöhle. *ml* unterer Mantellappen. *mö* Mundöffnung. *mu* Mundlappen. *mus* Schalenmuskel. *np* Nierenöffnung. *os* Osphradium. *pn* Pneumostom. *s* verlängerte Umrandung des Pneumostoms (Sipho). *t* Tentakel. Nach Pelseneer.

Bezeichnung „Kopfschild“ einführt, so beruht das auf einer besonderen Berechnung, welche die Grenzen des Kopfes bis zu den Genitalfurchen (s. u.) erweitert, und ist ohne morphologischen Belang; denn es zeigt nur, daß eigentliche Grenzen fehlen. Eine vorstreckbare Schnauze existiert kaum oder in mäßiger Ausbildung bei den Basommatophoren, wiewohl meist der eigentliche Mundeingang, durch den Kiefer bezeichnet, erst ein Stück hinter dem Außenmund liegt. Dieser hat gewöhnlich die Form einer senkrechten Spalte, die sich oben T-förmig verbreitert. Bei *Ostracolethe*

liegt sie in der Mitte einer kreisförmigen Schnauzenfläche (V. 17). Die Seitenwülste bilden sich zu den Mundlappen (Lippenwülsten, Mundtentakeln, Mundsegeln) heraus, und zwar ebenso bei Basommatophoren wie Stylommatophoren, unter welchen letzteren sie namentlich bei den Glandinen sich in lange, konische Seitenzipfel ausziehen (Textfig. 3). Das Gegenstück dazu stellt unter den Thalassophilen *Gadinia*, bei der sie die einzigen Anhänge des Kopfes bilden, als zwei dreieckige Verlängerungen desselben, deren mediale Ränder vom Munde parallel nach vorn gehen. Auf der Oberseite zieht eine Furche von der Mittellinie an der Mundöffnung nach der äußeren Ecke.

Fig. 3.

Glandina (*Oleacina*) *Sowerbyana* Pfr. Vorderende von unten. Nach Strebel.

Die Homologie dieser Mundsegel, die besondere Drüsen entwickeln können, ist insofern etwas unsicher, als man vermutlich die unteren Fühler der Vaginuliden aus ihnen abzuleiten hat. Sie erscheinen bei *Vaginula* und *Atopos* eigentümlich flach, wie geteilt, besonders im ausgestrecktem Zustande. Die Oncidien enthalten Übergangsstufen zwischen der Lappen- und der Tentakelform, und es ist wohl kein Zufall, daß Plate gerade von der terrestrischen *Oncis montana* eine solche Zwischenstufe zeichnet, ohne sie im Text zu erwähnen (VII, 9).

Die Ommatophoren der Landschnecken entsprechen wohl dem einzigen Fühlerpaare der Basommatophoren. Doch ist zu bemerken, daß unter diesen die Auriculaceen nicht nur die zylindrische Form, zum mindesten mit parallelen Rändern, sondern auch noch einen Rest der kleinen Tentakel bewahren (Textfig. 1, II). Bei den anderen haben die Tentakel verschiedene Ausbildung; bei den Limnäen sind sie flach und dreieckig, bei den Physen und Planorben schlank pfriemen- oder borstenförmig. Bei den Planorben haben sie außen an der Basis eine Ausladung, und durch Komplikation dieses Lappens entsteht bei *Isidora*, *Miratesta* und *Protancylus* (VIII. 13, 15) eine Tasche, die an die taschenförmigen Fühler vieler Hinterkiemer gemahnt. Bei allen diesen liegt das Auge an der Fühlerbasis. Wenn ein Hinaufrücken an die Außenseite der Fühlerspitze die Stylommatophoren bedingt, so ist doch der Ommatophor wechselnd genug. Die Janelliden haben einen kurzen Zylinder, der in eine Tasche zurückgezogen werden kann, ohne Einkrempelung. Fast scheint es, daß der Zylinder sich bei manchen stärker strecken kann und das obere Ende teleskopartig für sich zunächst zurückgezogen wird, nach einer Abbildung, die

Suter nach dem Leben gegeben hat (VI, 13). Der Form nach schließt sich hier merkwürdigerweise die thalassophile *Otina* an, welche die Augen nicht an der Basis, sondern gegen das freie Ende der kugelig gedrungenen Tentakel trägt, so daß wir bei den thalassophilen Basommatophoren die größten Gegensätze finden, allerdings immer ohne Retractilität. Zugespitzt ist der solide Zylinder bei den Vaginuliden, welche das Auge unterhalb der Spitze tragen. Die Bergung des ganzen Kopfes (s. o.) macht die Zurückziehung dieser Tentakel überflüssig. Doch scheint aus dem Unterschied in der Form des retrahierten Fühlers, wie ihn konserviertes Material zeigt, und des ausgestreckten, wie ich ihn nach einer Zeichnung von Hedley publizierte (VII, 7, 8), hervorzugehen, daß das freie Ende durch Blut geschwellt und verdickt wird. Die echten Stylommatophoren endlich haben die Tentakel geknöpft; das Einkrempeln vollzieht sich so, daß der Umschlag der Haut unterhalb des Knopfes liegt. Das Auge liegt seitlich außen neben der Spitze. Der Endknopf wird am stärksten in Gestalt einer seitlichen Ausladung bei den Raublungenschnecken, namentlich bei Glandina, in Parallele zur übermäßigen Entfaltung der Mundlappen (s. o.). Die vorderen oder kleinen Tentakel entsprechen vollkommen den großen, nur daß das Auge fehlt. Bei kleinen Pupiden sind sie unter Umständen kaum angedeutet.

Schon der Wechsel der Lage der Genitalöffnung zeigt die Unhaltbarkeit der Kopfbegrenzung. Die Zwitteröffnung liegt bei den meisten Stylommatophoren unmittelbar neben dem rechten Fühler, bei einigen aber, manchen Arioniden und Raublungenschnecken (*Paryphanta*, *Rhytida* u. a.) beträchtlich weiter zurück. Bei der Trennung der männlichen und weiblichen Öffnung rückt die erstere immer bis an das Tentakel heran, bei *Oncidium* bis an die Stirne, bei *Gadinia* bis vor das Auge. Es besteht also auch hier kein Anhaltspunkt, nach dem man einen Kopfabschnitt bestimmt abgrenzen könnte.

2. Der Fuß oder die Sohle.

Bei der Unsicherheit der Fußbegrenzung nimmt man besser bloß die untere Sohlenfläche als morphologische Einheit. Den Basommatophoren, bei denen sie einfach glatt ist, schließen sich die Oncidien an, ebensogut aber nach dem Tode oder in der Ruhe die holopoden Stylommatophoren, während in der Bewegung hier der schärfste Unterschied statt hat. Unter den Basommatophoren fallen *Otina*, *Pedipes*, *Melampus* und *Leuconia* durch die tiefe Querfurche auf, welche die Sohle in eine vordere und eine hintere Hälfte zerlegt. Doch ist das scheinbar tiefgreifende Merkmal vielleicht nur auf die Armatur der Schalenmündung, die freilich bei *Otina* nicht mehr vorhanden ist, zurückzuführen und ohne physiologische Bedeutung. Ganz anders die feinen Querfurchen, welche bei den Soleoliferen die Sohle in ganzer Länge durchziehen, wobei mehrere auf den Abstand eines Millimeters kommen. Sie würden noch größeren taxonomischen Wert haben, wenn sie auch bei den Oncidiiden sich nachweisen ließen. Die

Grenze verwischt sich; doch ist es immerhin bemerkenswert, daß *Oncis* schärfere Querfurchen zeigt, als die übrigen Genera, ja Plate bildet sie von der streng terrestrischen *O. montana* am deutlichsten ab, ohne sie in den Beschreibungen zu beachten. Ähnlich verhält es sich mit den Längsfurchen, welche bei vielen Stylommatophoren die Sohle in ein locomotorisches Mittelfeld und zwei Seitenfelder teilen und Pilsbry Anlaß zur Aufstellung der Aulacopoden gegeben haben. Manche Janelliden

Fig. 4.

Pedipes afer, kriechend. Das erste Stück hat den rechten Fühler verdoppelt. Nach Simroth.

zeigen, ohne die Furchen deutlich erkennen zu lassen, durch dunklere Färbung der Seitenfelder die Trennung an. Ebenso ist die physiologische Trennung bei den Arioniden durchgeführt, ohne das Merkmal der Längsrinnen. Doch soll der *Arion limacopus* Wstld. in Skandinavien, also die nördlichste Art unter dem Schwingungskreis, auch die morphologische Scheidung durchgeführt haben. Dazu kommen amerikanische Vertreter derselben Familie mit dem gleichen Merkmale. Man kann wohl darauf hinweisen, daß auch bei vielen holopoden Stylommatophoren die locomotorischen Wellen keineswegs bis zu den Seitenrändern herüberreichen, sondern in einem bestimmten Abstand haltmachen. Doch liegen darüber wenig genauere Beobachtungen vor. Der Gegenstand erscheint deshalb von besonderem Belang, weil bereits unter den Landplanarien die gleiche Differenz auftritt.

Die mediane Längsfurche, die bei vielen beschalten Aulacopoden und Holopoden nach Alkoholexemplaren in den Abbildungen besonders hervortritt, hängt mit dem Zusammenlegen der seitlichen Fußränder bei der Retraction zusammen und verschwindet vollständig beim ausgestreckten Tiere; sie hat kein tieferes Interesse. Allerdings kann auch während der Locomotion, z. B. bei *Amalia*, eine zickzackförmige Medianlinie hervortreten, die auf innerer Struktur beruht.

Die relative Breite der Sohle wechselt außerordentlich. Am schlanksten ist sie wohl bei manchen Nacktschnecken, *Plutonia*, *Leptichnus*, einzelnen *Vaginula*-Arten. Zudem wechselt sie bei der Lokomotion. Den stärksten Gegensatz vermögen wohl die Testacellen herzustellen (s. o.). Bei den Vaginuliden gibt das Verhältnis der Sohlenbreite zu der Breite des Hyponotums einen taxonomischen Anhalt. Basommatophoren haben nie eine so schlanke

Sohle, wie viele Stylommatophoren, am schlanksten ist sie noch bei *Physa*. Sie scheint ihren Formwechsel aufgegeben zu haben bei *Protancylus*, der fest auf anderen Molluskengehäusen aufsitzt, daher die Sohlenfläche deren Skulptur völlig wiedergibt.

Sonst wurde bisher auf die Verhältnisse des Fußes wenig Wert gelegt.

3. Der Mantel.

Bei allen beschalten Formen und den Nacktschnecken, welche sich von solchen mit Spiralschale ableiten, ist es leicht, den Mantel mit seinem vorspringenden Rand zu determinieren. Anders bei den Soleoliferen, Janelliden und *Apera*. Die ersteren erschweren diese Begriffsbestimmung in mehrfacher Hinsicht. Die embryonalen Mantelwülste breiten sich über den Rücken aus und bilden bei *Vaginula* und vielen Oncidiiden ein erweitertes Feld, das rings mit einer Kante abschließt; es wird als Notäum oder Notum bezeichnet, die Kante als Perinotum, die Unterseite von der Kante bis zum Sohlenrande bildet das Hyponotum. Da an ihm die Atem- und Afteröffnung liegen, gehört es wohl zum Mantel, doch ohne daß eine bestimmte Grenze vorhanden wäre. Bei den Atopiden mit ihrem in ganzer Länge gekielten Rücken kann man höchstens vom Notum reden ohne Hyponotum, denn das steile Dach des Notums reicht rings bis in die Ebene der Sohle, von der es durch eine tiefe Rinne getrennt ist; in ihr liegen die Öffnungen. Diese Öffnungen zeigen die Folge zunehmender Detorsion, ohne daß man damit genauere Rechnung gewänne. Während der männliche Porus durchweg vorn am Kopf liegt, rückt der weibliche bei *Atopos* ein Stück nach hinten; weiter in sehr schwankenden Grenzen verlagert er sich bei *Vaginula*, bei den Oncidien liegt er ganz hinten. Der After hält sich bei *Atopos* an die weibliche Öffnung, bei den anderen ist er an das Hinterende verlegt, und hier finden wir, ein Stück von ihm getrennt, auch das Pneumostom der Oncidien. Das Perinotum bildet zumeist eine ovale oder kreisförmige Linie. Bei marinen Tropenformen, am stärksten wohl bei *Oncidium tonganum*, erweitert es sich ungemein, wobei es sich in weite Falten legen muß (VII 12).

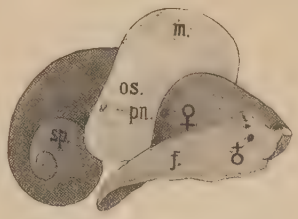
Janella zeigt die gleichen Proportionen wie *Vaginula*, daher Plate auch hier von Notum, Peri- und Hyponotum spricht. Doch handelt es sich nur um Konvergenz, wie die Lage der Ausfuhröffnungen und des Pneumostoms auf das schärfste beweist. Wir kommen darauf zurück.

Apera, deren Pallialkomplex bisher noch nicht genügend untersucht wurde, dürfte mit der Schale auch jeden Mantelrest eingebüßt haben. Hier fehlt nähere Kenntnis.

Bei den Formen mit typischer Schale bildet die Duplicatur, welche den Mantel darstellt, einen Ringwulst, der, zumeist rechts, bei den an Zahl zurückstehenden linksgewundenen links, vom Atemloch mit dem After unterbrochen wird und an der gleichen Stelle, am Ende des letzten Umganges und der Sutur der Schale, eine eckige Ausladung erhält. Der Ringwulst bleibt in den wenigsten Fällen so gleichmäßig wie bei einer *Limnaea* oder

Ancylus. Die eine Abweichung besteht in der Reduktion am hinteren Umfang, wo der Druck der aufliegenden Schale den Wulst bis zum Schwinden verschmälern kann, die andere in der Unterbrechung durch das Pneumostom. Meistens geht ein Einschnitt, der Pneumostomschlitz, vom Pneumostom schräg nach vorn durch den inneren Umfang; oder, anders ausgedrückt, das Pneumostom, zunächst am inneren Umfang gelegen (II, 1), zieht sich vom Rande gegen den Winkel hin und hinterläßt dabei den Einschnitt. Er teilt den Mantelrand in zwei Lappen, den kleinen, rechten hinteren, und den großen, linken vor dem Atemloch, welches bei dieser Rechnung freilich als vorn in der Mitte des Rückens gelegen angenommen wird, denn der linke greift weit nach rechts hinüber. Der Rückzug des Atemloches erfolgt manchmal in eine tiefe Falte, so bei *Glandina, Streptostyla, Strebelia.* Bei *Testacella* vertieft sie sich so weit, daß es, wenn die Mantelfalte sich dem Körper anschmiegt, in einer besonderen Höhle liegt, aus der die Atemluft vorn in der Mittellinie des Nackens entweicht. Der linke Mantellappen läuft in den wenigsten Fällen gleichmäßig herum, vielmehr wird er an

Fig. 5.



Limneaa peregra. *f* Fuß. *m* Mantel. *o* Osphradium. *pn* Pneumostom. *sp* Spira. Nach Taylor.

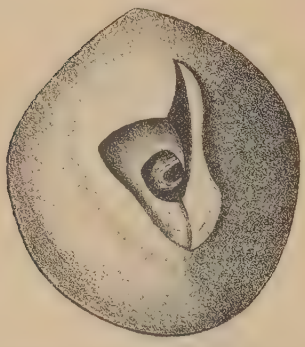
Fig. 6.

Strebelia Berendti Crosse et Fischer. Links der Mantel. Rechts das Hinterende mit Schale. Vergr. 4 : 1. Nach Strebel.

manchen Stellen schmal, an anderen wulstförmig verdickt (III, 13. 14). Ja es schnüren sich wohl besondere frei hervortretende Lappen ab, die sich dem Nacken anlegen und daher als Nackenlappen aufgeführt werden, oft nur einer vorn, bisweilen ein zweiter weiter links hinten, bei *Hemiplecta* u. a. Sie werden auch als oberer und unterer linker Nackenlappen bezeichnet, denen der Lappen hinter dem Atemloch als rechter Nackenlappen gegenübergestellt wird (III, 15. 16). Alle diese Lappen haben wohl ein bestimmtes Gepräge, ohne daß man im geringsten von der Funktion etwas aussagen könnte. Für die Bildung der Schale können sie kaum Bedeutung haben, höchstens für die Abscheidung des Epiphragmas, ohne daß man bei dessen gleichförmiger Dicke näheren Einblick gewänne. Auch die Abbildungen, die Pilsbry von einer retrahierten *Helicophanta* (Textfig. 7) mit enorm verdicktem Mantelrand gibt, bringt weiter keinen Aufschluß. Für die wechselnde

Dicke dürften die Druckverhältnisse des sich einstülpenden Vorderkörpers maßgebend gewesen sein. Die Ausladungen des inneren Umfanges wären dann dem Bestreben, möglichst schnell und möglichst vollkommen den im Hause verschwindenden Körper zu bedecken, zuzuschreiben, die Ausbuchtungen um das Pneumostom endlich den Anstrengungen, bei jedem Retractionszustande nach Bedarf ein rundes Atemloch herzustellen. Freilich kommt man dabei über allgemeine Vorstellungen nicht hinaus. Die Rechnung im einzelnen ist noch nicht durchgeführt.

Fig. 7.



Helicophanta magnifica Fér., die eben sich ins Gehäuse zurückzieht. Man sieht noch das Fußende zwischen den Mantellappen. Nach Pilsbry.

Kiemenlappen der Basommatophoren.

Die Basommatophoren zeigen eine größere Freiheit in der Gestaltung des Mantelrandes in mehrfacher Hinsicht. Da im Wasser der Druck der Schale sich vermindert, greift der Mantel auch hinten herum. Das Atemloch liegt meist auf dem Mantelwulst, so daß unter ihm ein unterer Mantellappen bleibt, der den After trägt, gewöhnlich mit einer Rinne. Bei *Auricula* liegt der After innerhalb der Lunge, die Afterrinne kommt aus dem Pneumostom heraus, der untere Mantellappen fehlt, ähnlich wie bei *Helicostyla* unter den Heliciden (II, 1); d. h. die Lunge hat sich tiefer in den Körper zurückgezogen. Die Lunge kann andererseits völlig schwinden, sie kann in der Weise rudimentär werden, daß das Pneumostom weit klafft und sich nicht mehr verschließen läßt.

Der untere Mantellappen erweitert sich, mag die Lunge vorhanden sein oder nicht, zu einer adaptiven Kieme von verschiedener Ausdehnung, unter Umständen unter Flächenvergrößerung durch komplizierte Faltung. Fraglich bleibt es, ob die stärkst gefaltete Kieme, die von *Mirastesta*, in dieselbe Kategorie gehört; denn sie scheint nicht aus dem unteren Mantellappen hervorgegangen zu sein, sondern vielmehr die weit klaffende Atemhöhle auszufüllen. Eine andere Erweiterung besteht darin, daß bei gut entwickelter Lunge sich der untere Umfang des Pneumostoms dehnt, so daß ein kurzer Sipho die Luft von der Oberfläche schöpfen kann. Wir erhalten etwa folgende Stufen:

Ancylus, nur mit einem einfachen Kiemenlappen unterhalb des Mantels; eine besondere Atemhöhle fehlt.

Protancylus besitzt nach Sarasins eine Lungenhöhle und außerhalb derselben einen gefalteten Kiemenanhang.

Planorbis corneus hat den Umfang des Pneumostoms siphoartig ausgezogen (ähnlich *Limnaea*, *Physa* usw.); vom hinteren Umfang entspringt

ein einfacher Kiemenlappen. Die verschiedenen Öffnungen zeigt die Figur. (Textfig. 2 V). *Latia* hat neben der Lunge einen mäßigen Kiemenlappen (Textfig. 2 I).

Isidora Ehrenberg (= *Bulinus* Adanson = *Pulmobranchia* Pelseneer) verhält sich ähnlich wie der große *Planorbis*, doch ist die Kieme stark gefaltet (Textfig. 2 VII).

Chilina hat eine Lungenhöhle, doch ist das Pneumostom nicht verschließbar. Eine adaptive Kieme fehlt.

Miratesta hat eine offenstehende Atemhöhle, die von einer großen Kieme eingenommen wird. Sie besteht aus vier stark gefalteten Blättern, die zum Teile aus der Höhle herausragen (VIII 13).

(Das Innere der verschließbaren Atemhöhlen s. u.)

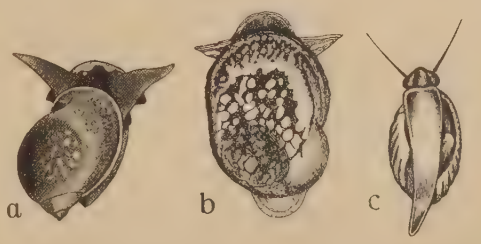
Manteldrüse.

Bei der Helicidengruppe *Iberus* senkt sich links die Haut unter dem Mantelrande zu einer tiefen Tasche ein, welche eine besondere Drüse enthält, die Manteldrüse, die noch der näheren Untersuchung harrt. Bestimmter kennen wir die Manteldrüse von *Auricula myosotis* durch Pelseneer. Sie liegt an gleicher Stelle im Mantelwulst als ein abgeschlossener Körper mit enger Mündung. Zwischen ihr und der Körperwand senkt sich außerdem der Mantel zu einem engen Cäcum ein von unbekannter Bedeutung.

Schalenlappen. Mantel der Nacktschnecken.

Der Mantelrand, bis hierher betrachtet, liegt mit seinem äußeren Umfange bei der ausgestreckten Schnecke der Schalenmündung an, indem er mit der der Schale anliegenden dünnen Haut einen scharfen Winkel bildet. Er bleibt dabei ganzrandig im Sinne der Botanik. In vielen Fällen aber erweitert er sich zu Lappen, die von außen her auf die Schale übergreifen, den Schalenlappen. Bei den Basommatophoren geschieht das ohne weitere Beeinflussung der Schale. *Physa* trägt rechts wie links einen besonderen Schalenlappen, der in eine wechselnde Anzahl fingerförmiger Fortsätze ausläuft und sich weit auf die Schale hinaufschlägt. *Amphipeplea* erweitert den Mantel rings gleichmäßig nach oben, so daß er die Schale völlig bedeckt bis auf eine enge Öffnung (Textfig. 8b. c). Auf Berührungsreize kontrahiert sich die Erweiterung, und die Schale kommt in großer Ausdehnung zum Vorschein.

Fig. 8.



a Limnaea peregra var. ovata, von oben. *b Amphipeplea glutinosa*, von oben. *c Physa fontinalis*, von unten.
a nach Taylor. *b* und *c* nach Simroth.

Bei den Stylommatophoren erlangen die Schalenlappen weit mehr Bedeutung.

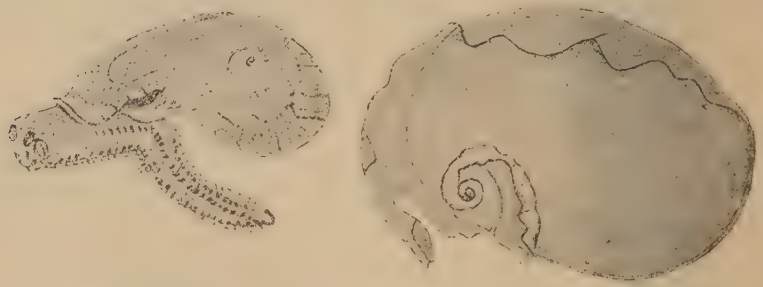
In ganz wenigen Fällen haben wir ein Gegenstück zu *Amphipeplea*. *Ostracolethe* nämlich überzieht ihren Eingeweidebruchsack, der wie bei jeder Gehäuseschnecke frei auf dem Rücken liegt, ganz mit einer feinen Mantelhaut, die nur einen engen Porus freiläßt, durch den ein Zipfel des Periostracums herausschaut (s. u.). Da das Verhältnis am Alkoholexemplare festgestellt wurde, darf man behaupten, daß sich der Überzug nicht zurückziehen kann, sondern konstant bleibt. Vermutlich schließt sich *Parmella* an (Textfig. 10 links).

Fig. 9.

Ostracolethe von links. *SZ* der aus dem Mantelloch herausragende Schalenzipfel. Nach Simroth.

Hyalimax und *Neohyalimax* gleichen im Habitus der *Amphipeplea* noch mehr, nur ist die Schale abgeflacht und enthält keine Eingeweide mehr im Gewinderest.

Fig. 10.



Parmella Etheridgei Brazier. Links das Tier; rechts die Schale von unten. Ihr häutiger Teil ist zerfetzt. Nach Hedley.

Das Pendant zu *Physa* würden wir in *Xesta* und *Macrochlamys* erblicken, wo ein rechter und ein linken Schalenlappen sich ähnlich fingerförmig teilen (IV, 1).

Die Vitrinen haben nur den rechten Schalenlappen als zungenförmigen Auswuchs. Bei Azorenformen sah ich die Schale fast ganz von der Mantelausbreitung überdeckt. Dem Äußeren nach schließt sich *Paraparmarion* Coll. an (V, 6—8).

Helicarion ist ein Beispiel für den Besitz von einem rechten und linken Schalenlappen von ähnlicher Gestalt. Ihre Form ersieht man an der Figur. *Zonitarion* schließt sich an. Bei *Xanthonyx* verschmelzen die beiden Lappen an ihrer Berührungslinie schon stärker, sind aber noch zu unterscheiden. Diese Unterscheidung fällt weg bei der Gruppe von *Parma-*

rion, *Parmacochlea* usw. Hier finden wir, bei halb in den Leib eingelassenem Eingeweidesack, den Mantel so weit geschlossen, daß nur noch eine ovale, in ihrer Weite verstellbare Öffnung auf dem Rücken bleibt.

Fig. 11.

a Helicarion robustus Gould. Nach dem Leben, von links. *b* Mantellappen von *Vitrina diaphana*, von oben. Nach Hedley und Simroth.

Als ein neues Prinzip findet sich hier eine vorspringende, gesimsartige Leiste oder Mantelkante, die hufeisenartig, vorn offen, wagerecht in halber Höhe um den Mantel herumläuft. Bei *Zonitarion* und vielen *Helicarion* fällt es auf, wie sie den linken Schalenlappen halbiert und an seinem freien Rand scharf abbricht. Diese Mantelkante scheint von physiologischer Bedeutung (s. u.).

Bei *Parmacella* wird das Mantelloch enger und liegt weit hinten. Noch enger ist es bei den Urocycliden, bei denen es sich oft makroskopisch nicht mehr nachweisen läßt. Da gleichzeitig der Eingeweidesack ganz in den Leib aufgenommen ist, sind wir bei den Formen unserer gewöhnlichen Nacktschnecken, *Limax*, *Amalia* usw., angelangt. Das Mantelloch ist zu einem engen, nur noch auf Schnitten nachweisbaren Kanal zusammengezogen. *Amalia* zeichnet sich durch eine feine, hinten offene, hufeisenförmige Rinne aus, die in den Pneumostomschlitz einmündet. Sie gibt die Grenze ab zwischen den Schalen- und den Nackenlappen. Die gleiche Mantelrinne treffen wir bei *Parmacella* und bei *Pseudolimax* und seinen Verwandten, *Trigonochlamys*, *Phrixolestes*, *Hyrcanolestes* sowie bei manchen Vitrinen.

Unterschiede zeigen sich nun bei allen diesen Testacelliden, Limaciden, *Arioniden*, *Metostracon*, *Hyalimax*, Peltellen usw. in der Lage des Pneumostoms, ob es vor oder hinter der Mitte des Mantelrandes liegt. Bei den meisten liegt es hinter ihr, bei der *Trigonochlamys*-Gruppe ganz am Ende, bei *Paralimax* mehr in der Mitte, bei den altweltlichen Arioniden davor, bei den neuweltlichen wechselnd. Die bloße Tatsache ist an und für sich ohne Belang, die Verschiebung rückwärts wird oft dadurch relativ gesteigert, daß der linke Nackenlappen oder die Mantelkappe besonders breit ist, so bei *Agriolimax* und *Lytopelte*, bei *Parmacella* und den meisten Limaciden schlechthin. Eine tiefere Bedeutung hat die Lage vor der Mantelmitte bei den Arioniden, insofern sie mit der Ausbildung der Pallialorgane zusammenhängt (s. u.). Das zeigt sich in der Lage des zum Kanal verengten Mantelloches, das sich vom hinteren Umfange nach vorn verschiebt.

Der Nachweis dieses Kanals steht freilich von der Mehrzahl der Nacktschnecken noch aus. Hie und da führt ihn die Natur selbst durch

223102

Rückschläge, indem Nacktschnecken mit sonst geschlossenem Mantel wieder ein deutliches Mantelloch erhalten von verschiedener Weite. Die Erscheinung, mag man sie als echten Rückschlag oder als pathologisches Vorkommnis deuten, ist beobachtet worden bei der gemeinen Ackerschnecke, bei *Amalia* und *Arion*. Bei den beiden letztgenannten wurden besondere Gattungen darauf gegründet.

Einen anderen Rückschlag zeigt ein *Arion* (VI, 1). Ich konnte von diesem *A. Simrothi* ein Exemplar untersuchen, das noch den Eingeweidesack frei auf dem Rücken trug. Er war vom Mantel gleichmäßig überzogen wie bei *Ostracolethe*. Die Anatomie ergab auch hier, daß Atavismus sich mit pathologischen Abnormitäten verquickt. Bei einer *Amalia* (V, 28) war der Bruchsack zwar in die horizontale Lage herabgedrückt, das Ende aber stand noch frei von der Sohle ab.

Der Umfang des geschlossenen Mantelfeldes wechselt in weiten Grenzen. Bei *Selenochlamys* sinkt das halbmondförmige Gebilde wohl noch unter die Hälfte von dem kleinen Sattel, der bei *Trigonochlamys* auf der Mitte des Rückens liegt, herab, wobei es sich fast bis an das Hinterende verschiebt. Den Gegenpol bildet *Philomycus*, bei denen das Mantelfeld sich über den ganzen Rücken ausbreitet, die seitlichen Körperflächen verdrängt und rings, nur vorn den Kopf freilassend, an den Fußrand stößt.

Alle diese Nacktschneckenmantelschilder haben noch ihren frei vorspringenden Mantelrand, wenn er auch bei den Testacelliden unter ihnen, d. h. der *Trigonochlamys*-Gruppe, nicht mehr als Mantelkappe entwickelt ist und den Kopf vollkommen frei läßt. Eine gut ausgebildete Kopfkappe läßt meist auf ihrer Unterseite an der Wurzel einen Wulst hervortreten, der durch eine Rinne vom anstoßenden Nacken getrennt ist. Der Wulst beginnt am Pneumostom und geht verschieden weit nach links hinüber, bisweilen bis über die Körpermitte. Am stärksten wird er bei *Parmacella*, recht deutlich ist er noch bei manchen Urocyclideu, bei den Limaciden verwischt er sich mehr und mehr. Wir haben es wohl mit einem Osphradium zu tun, das sich allmählich verliert (s. u.).

Die Kopfkappe der Nacktschnecken entspricht wohl einfach dem linken Mantellappen der beschalten Formen, ohne daß man sie auf einen bestimmten Nackenlappen zu beziehen hätte.

Allen diesen Nacktschnecken mit geschlossenem und durch einen vorspringenden Mantelrand begrenztem Mantelfelde stehen endlich die Janelliden gegenüber; denn bei ihnen ist weder das Feld scharf begrenzt, noch hat es den Rand. Die Regel ist ein gleichschenkliges, von Furchen umzogenes Dreieck, dessen Basis mit der Medianlinie des Rückens zusammenfällt, und dessen Spitze nach rechts sieht. Bei *Aneitea* liegen an dieser Spitze Pneumostom, After und Nierenporus zusammen, bei *Janella* aber rückt die Nierenöffnung in die vordere Ecke, das Pneumostom in die Mitte und der After schiebt sich nach vorn und unten aus dem Feld heraus, womit dessen Grenzen morphologisch getrübt werden.

4. Die Schale.

Es besteht ein wesentlicher Unterschied, ob die Schale vom Mantel eingeschlossen ist oder nicht, wenigstens auf dem Lande. Die sekundären Abänderungen, die sich daraus ergeben und zu den Nacktschnecken hinüberführen, fordern besondere Betrachtung.

Die normale Schale.

Die Form folgt im allgemeinen der logarithmischen Conchospirale, d. h. sie nimmt regelmäßig zu, allerdings mit sehr verschiedenem Index, so daß bald mit wenigen Umgängen eine weite, bauchige Form erreicht wird, wie bei Vitrinen, manchen Heliciden usw., bald eine große Anzahl von Umgängen nur geringe Erweiterung bedingt, bei manchen Planorben, Cylindrellen usw. Für die letzteren ist die langsame Zunahme typisch für alle Glieder der Familie, die Planorben können dagegen gleich als Beispiel einer Familie gelten, in welcher der Index stark wechselt, wobei die eine Art oder Gattung mit wenigen Umgängen, die andere erst mit zahlreichen ihre definitive Gestalt erreicht. Man könnte wohl den mehr konstanten oder mehr variablen Index in die Familienmerkmale aufnehmen. Die Zahl der Umgänge bei Urocoptiden und Cylindrelliden steigt über 30.

Der Habitus wird weiterhin bedingt durch das Verhalten der folgenden Umgänge zu den vorhergehenden. In wenigen Fällen bleiben sie voneinander getrennt, eigentlich nur bei *Camptoceras* (VIII, 1). Ob das fossile Genus *Orygoceras* hierher gehört, läßt sich bei der Kleinheit und der dadurch bedingten Unklarheit der Spira nicht entscheiden. (Ich nahm die Gattung im vorigen Band, Fischer folgend, bereits unter die Vorderkiemer; doch hat wohl Brusina mehr recht, wenn er sie zu den Basommatophoren stellt.) Die gegenseitige Berührung andererseits kann verschieden innig sein. Äußerlich merkt man es an der Naht oder Sutur, die um so tiefer ist, je schwächer die Umgänge sich aneinanderlegen. Die innigste Verbindung führt zur soliden Spindel, die man erst beim Durchschneiden des Gehäuses nachweisen kann. Die hohle Spindel, die auf geringerer Zusammendrängung beruht, läßt sich von außen am Nabel erkennen, sofern er nicht durch die Erweiterung des Mündungsrandes oder Peristoms oder aber durch abgeänderte Wachstumsrichtung des letzten Umganges verdeckt ist. Das genabelte Gehäuse mit offener Spindel ist dem größten äußeren Wechsel unterworfen, so zwar, daß eine geringe Erweiterung der Spindel den äußeren Habitus stark verändern kann. Es schwankt zwischen lang kegelförmig oder zylindrisch auf der einen und völlig abgeflacht auf der anderen Seite. Unter den normalen Formen

Fig. 12.

Längsdurchschnittene Schalen von *Helix nemoralis*, mit verdecktem Nabel. *a* normal. *b* mit verdickter Schale, subfossil. Nach Taylor.

haben wir wohl den schärfsten Gegensatz bei den Cylindrellen, die, ihrem Namen zum Trotz, in der *Hendersoniella* (I, 18—20) einen Vertreter mit flach aufgewundener Schale haben (s. u.). Weite perspektivische Nabelung finden wir bei den Patuliden, bei vielen Hyalinien usw., wo dann der Höhenindex genug schwankt. Bei den Planorben geht die Depression nicht nur so weit, daß sämtliche Windungen völlig in eine Ebene fallen, sondern noch über diese Ebene hinaus; daher es langer Erörterungen bedurft hat zum Nachweis, daß *Planorbis corneus* nicht, wie es zunächst den Anschein hat, rechts, sondern daß er in Übereinstimmung mit der Anatomie und Entwicklungsgeschichte links gewunden ist; er ist ultralinks. Ähnlich beinahe liegt es bei manchen Arten von *Planispira*. Die Heliciden schwanken zwischen flachen, kugligen und spitzkegligen Formen selbst in engern Gruppen so stark hin und her, daß die natürliche Verwandtschaft erst, namentlich durch Pilsbrys Arbeiten, mit Hilfe der Anatomie aufgedeckt werden konnte, während die Rücksicht auf die Schale das System bis dahin vollkommen irre geführt hatte.

Der Querschnitt des einzelnen Umganges, ursprünglich wohl rund, ändert sich mit dem Grade, in dem sich die verschiedenen Umgänge berühren, so daß die Berührungsfläche nicht mehr konvex, sondern konkav ist. Nach der Wölbung der freien äußeren Fläche richtet sich selbstverständlich die Form der Außenwand der ganzen Schale und die Tiefe der Sutur. Änderungen finden sich wieder im letzten Umgang (s. u.). Bemerkenswert ist, gegenüber den Prosobranchien, die geringe Entwicklung von Längskanten oder Reifen; die geringere mechanische Beanspruchung in der Luft gibt wohl die Erklärung. Meist fehlen die Kanten ganz, selten und nur bei kleinen Formen, z. B. Endodontiden, kommt mehr als eine zur Ausbildung, die zumeist den letzten Umgang nach außen erweitert. Bei den Planorben wechselt sie, so daß sie beim *Pl. carinatus* in der mittleren Durchschnittsebene, beim *Pl. marginatus* in einer Begrenzungsebene des flachen Gehäuses liegt. *Carinifex* vermehrt oft die Spiralleisten. Bei den Heliciden bekommen wir nicht nur so scharf gekielte Formen wie bei unserer *H.* (*Chilotrema*) *lapicida*, sondern die Kiellinie springt unter Umständen kammartig heraus wie bei *H. gualteriana* (II, 3). *Vitrinoconus* verdankt der Erscheinung seinen Namen, so gut wie *Trochovitrina*, *Trochozonites*, *Trochomorpha*. Bei Naninen, *Planispira* u. a. tritt die Kiellinie sporadisch auf. *Philalanka* kann als Beispiel gelten für mehrere Kiele, welche einen Treppenabsatz bei den Umgängen bedingen. *Cathaica* (II, 8) stellt einen der seltenen Fälle dar, wo an Stelle eines Kiels ein Wulst hervortritt.

Abweichende Gewinde.

Abweichungen von der normalen Schale betreffen bald die Richtung der späteren Umgänge, bald die Zunahme von deren Querschnitt.

Erst die neuere Zeit hat dem Nucleus oder Apex genauere Aufmerksamkeit geschenkt. Es ergeben sich da zwar Unterschiede der Proto-

concha von der definitiven Schale, aber sie betreffen seltner die Form als die Struktur (s. u.). Eigentliche Heterostrophie scheint dabei nicht vorzukommen. Solche Richtungsänderung setzt erst weiter unten ein. *Streptaxis* hat den Namen davon, daß oft die unteren Umgänge schief stehen zur Spindelachse. Dem letzten unter ihnen allein fallen die meisten Abweichungen zu; sie gehen oft Hand in Hand mit Veränderung des Durchschnitts. Der Richtungswechsel vollzieht sich meist durch Loslösung des unteren Schalenendes, das sich streckt und abbiegt, so namentlich bei Clausilien, Cylindrelliden und verwandten, Pupiden, *Ennea*; doch kommt dieselbe nicht nur bei den gestreckten Schalen vor, sondern ebenso, wenn auch weniger häufig, bei flachen oder niedrig kegelförmigen. *Hendersoniella* ist eine solche flache Form, die zu den lang zylindrischen systematisch gehört. *Helix paupercula* mag ein Beispiel von typisch niedriger Schale sein mit gleicher Loslösung.

Hendersoniella zeigt ein anderes Prinzip. Die Abweichung, wenn man will, Alloiostrophie des letzten Umgangs drückt sich bei den zylindrisch gestreckten Schalen oft darin aus, daß der letzte Umgang bei Verengerung sich der Spindelachse wieder nähert und damit den offenen Nabel verschließt und verdeckt. Man könnte in solchem Falle der Schale im ganzen Umriß die Form eines langgestreckten Ellipsoids zusprechen. Von der Spitze bis etwa zur Mitte oder etwas darüber hinaus findet eine regelrechte Zunahme statt, sowohl des Körperdurchschnitts, die sich in der Volumenzunahme der Umgänge ausspricht, als in der Weite der Spindelhöhle. Nachher nehmen beide, Körperquerschnitt und Spindelhöhle, wieder ab, daher das Gehäuse sich nach unten zu ebenso verjüngt, wie nach der Spitze. *Hendersoniella* ist dadurch entstanden, daß die Erweiterung der Spindelhöhle maximal wurde, daher es der Schnecke in der zweiten Hälfte ihres Wachstums nicht gelang, die Umkehr zu vollziehen und die Umgänge wieder der Spindelachse zu nähern; so blieb es bei der eingeschlagenen Wachstumsrichtung, die zum flachsten Kegel führte. Die Lösung des letzten Endes ist in beiden Fällen die gleiche; aber von Interesse ist es, zu bemerken, daß im Grunde genommen die Clausilienschale alloiostroph ist, denn sie bildet eine Schraube, die zuerst zu- und dann wieder abnimmt, wenn sie sich auch nicht wieder bis auf den geringen Querschnitt des Gehäuses verengert.

Das losgelöste Mündungsende kann sich auch auf die Schale hinaufschlagen, bei der minutiösen Pupide *Hyperostoma* und der Helicide *Anostoma*, doch ist das Umgekehrte, wohl infolge des Zugs, den der lange Intestinalsack auf die kriechende Schnecke, namentlich an senkrechter Unterlage, ausübt, die Regel.

Die Alloiostrophie des letzten Umgangs fällt am wenigsten ins Auge, wenn er sich nicht, wie in den vorhergehenden Fällen, verengert, sondern, umgekehrt, erweitert. Hier liegt ein noch dunkles Kapitel vor, das wir zunächst nur registrieren können. Die Erweiterung führt manchmal nur

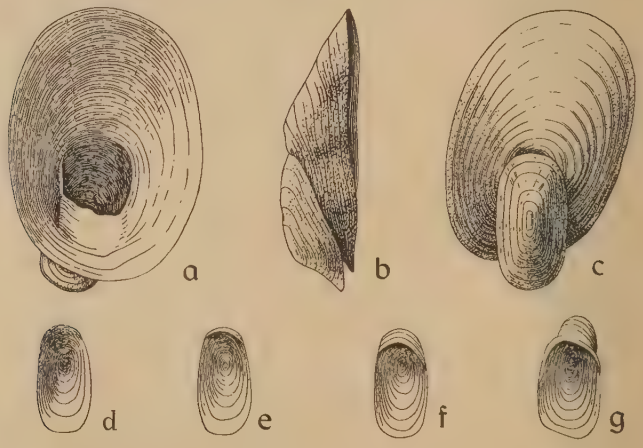
zur trompetenartigen Aufwulstung des äußersten Peristoms; oft wird die Hälfte des letzten Umgangs und mehr betroffen. Die ohrförmigen Limnäen zeigen wohl ein Maximum, verbunden mit einer gewissen Ablenkung der Wachstumsrichtung.

Unter den gleichen Gesichtspunkt unkontinuierlichen Wachstums gehört die fast plötzliche, wenn auch graduell geringere Erweiterung des Körper- und Schalenquerschnitts oben in der Nähe der Spitze bei langgestreckten Formen. Clausiliiden, Urocoptiden, Stenogyriden, wohl auch manche Enneiden und Pupiden haben die ersten Umgänge oft ganz gleichmäßig und ohne Änderung des Querschnitts, so daß die Gehäusespitze einen reinen Zylinder darstellt. Dann beginnt plötzlich die Ausbauchung, die zur typischen spitz kugligen Schalenform führt. Vermutlich stecken hier wesentliche phylogenetische Keime, zum mindesten wohl der erste Anfang der Septenbildung und Decollation.

Eine besondere Schwierigkeit steht der Aufklärung der Fälle entgegen, wo der letzte Umgang, wie bei *Patula turricula* (II, 5), zwar die Richtung der Spira verläßt, dann aber sie wieder einschlägt, so daß er von den vorhergehenden viel stärker abgesetzt ist, als diese voneinander. *Gibbus* (II, 18—20) zeichnet sich durch starke Unregelmäßigkeit des letzten Umganges aus.

Ganz eigenartig ist die Änderung in der Richtung des Wachstums und der Weite der Schale bei *Gundlachia*. Zuerst bildet sich eine napf-

Fig. 13.



Gundlachia Beddomei Petterd. *a* von oben, *b* von rechts. *c* von unten. *d—f* Wachstumsstufen der jungen Schale. Nach Hedley.

förmige Schale mit regelrechten Zuwachsstreifen. Dann verengert sich die Schale von hinten her, so daß hier die nächsten Streifen auch die vorher offene Unterseite bedecken, während vorn regelrechte Zunahme statthat. Nach einiger Zeit tritt allgemeine Erweiterung im ganzen Umfange ein,

welche wieder die ursprüngliche Napfschneckenform hervorruft. So erhalten wir gewissermaßen eine Napfschnecke auf einer anderen aufsitzend, wobei nur die obere auch am Boden geschlossen ist. Dabei ändert sich die Achse beim Übergang von der ersten zur zweiten patelloiden Schale; es ist also Alloiostrophie vorhanden.

Der Vorgang findet vermutlich seine Erklärung durch die Beobachtung E. Nordenskiölds am brasilianischen *Ancylus Moricandi*. Hier gibt es normale Exemplare (Textfig. 14, *a*—*c*) und andere, welche die Mündung von

Fig. 14.

Ancylus Moricandi d'Orb. *a b c* normale Form von oben, von unten und seitlich. Vergr. 4 : 1. *d*—*g* mit Septenbildung (Trockenzeitanpassung). *d, e* Beginn der Bildung von oben und von der Seite. *f, g* die fertige Bildung halb von unten und von oben. Nach Erland Nordenskiöldt.

unten und hinten her genau so verengern wie *Gundlachia*, und zwar unter dem Einfluß trockner Perioden (*d*—*g*). Dabei erkennt man (*f*) bereits die Schiefstellung der neuen verengerten Mündung, die bei Wiederaufnahme des patelloiden Wachstums in feuchten Zeiten zur Alloiostrophie führen würde.

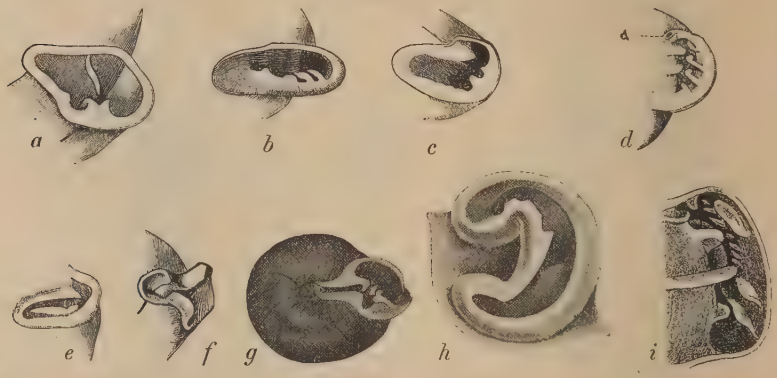
Wenn wir Bourguignats Abbildung nicht für allzu schematisch halten müssen (siehe z. B. bei Taylor, Monograph), dann ist schon der normale *Ancylus* ein Beispiel stärkster Alloiostrophie, denn die Gehäusespitze, für gewöhnlich stumpf mützenförmig, soll eine planorbisartige Spira von mehreren Umgängen darstellen.

Das Peristom oder die Mündung.

Wenn sich die Mündung zum Schluß erweitert, pflegt der Mundsaum nahezu kreisförmig zu werden, wie bei den großen *Planorbis*-Arten, *Pl. magnificus* z. B. Sonst bildet die Sutur eine Ecke. Ein anderer Ausschnitt entsteht dann, wenn die Spindel abgestutzt endet, wie bei *Achatina*. Nicht selten zieht sich die Außenlippe schräg aus, wodurch eine ganz unregelmäßige Mündung entsteht, wofür etwa Bulimuliden (III, 2, 3, 5), *Obba* (II, 4), *Gibbus* (II, 18, 19) Beispiele abgeben. Eine schmale Mündung haben die Glandinen mit ihrem kurzen Gewinde. Die kompliziertesten Umrisse erhält das Peristom bei vielen Heliciden durch die mannigfachste Einfaltung des Mantels (Textfig. 15), halbmondförmig, eckig, winkelig ausgezogen usw.

Alle diese Dinge sind fast weniger charakteristisch, als die mancherlei Vorsprünge, die auf der Innenseite der Mündung auftreten. Bald sind es schraubige Falten, die auf der Spindel herabziehen, bald eine Schwiele, welche die Außenlippe überzieht oder in geringem Abstande zu ihr parallel läuft, bei manchen *Fruticicola* z. B.; oder verschiedene Schwiefen laufen an derselben Stelle senkrecht dazu, also in der Form und Richtung von

Fig 15.



Mündungsarmaturen. *a Helix* (*Labyrinthus*) *bifurcata* Desh. *b H.* (*Pleurodonta*) *picturata* Ad. *c H.* (*Dentellaria nux denticulata* Chemn. *d Anostoma carinatum* Pfr. (*d* eine Röhre, die mit dem Inneren der Schale in Verbindung steht). *e H. stenotrema* Fér. *f H.* (*Polygyra*) *auriculata* Say. *g H.* (*Labyrinthus*) *labyrinthus* Chemn. *h Anchistoma Hazardi* Bland. *i Anchistoma Brahma* Austen. *a—f* nach Cooke. *g* nach Tryon. *h*, *i* nach Pilsbry.

Kanten, nur auf der Innenseite, so bei manchen Endodontiden; oder aber das ganze Peristom, namentlich die Außenlippe, faltet sich ein und wird buchtig gelappt, herzförmig u. dergl., bei *Polygyra*, *Trigonostoma*, manchen *Ennea* usw. Taf. II und III und Textfig. 15 liefern reichliche Beispiele. Vielleicht kann man allen diesen Falten und kontinuierlichen Vorsprüngen als eine besondere Kategorie auch genetisch die Zähne gegenüberstellen, welche in der Verschlußebene des Peristoms bald von einer Seite, bald ringsum sich erheben, wie bei *Triodopsis* unter den Heliciden, *Segmentina* unter den Planorbiden u. a.

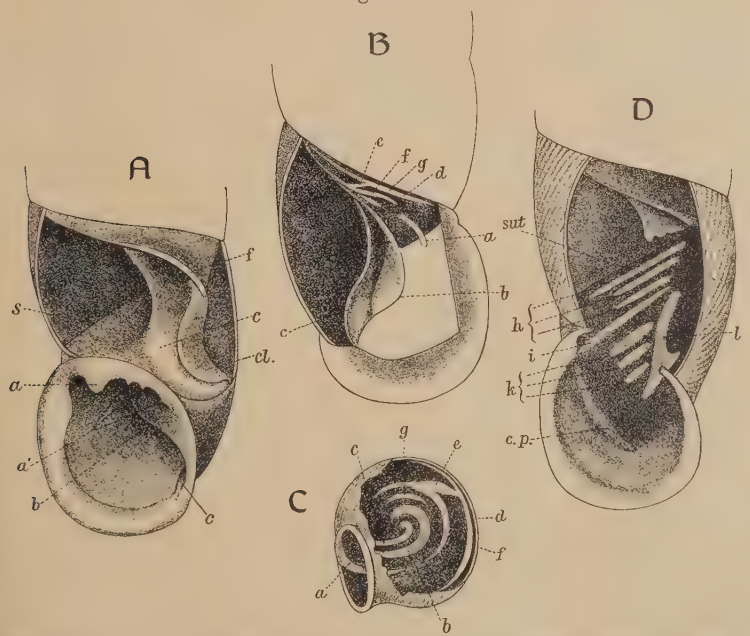
Für die Bildung der Falten hat man wohl auf Dalls Erklärung zurückzugreifen. Sie würden danach auf das Zusammenwirken von Wachstum und Klima hinauslaufen. Zunächst kann man darauf hinweisen, daß sie überall fehlen, wo das Peristom sich zum Schluß wesentlich erweitert, wie bei den Limnäen. Solche Erweiterung kann bloß im Wasser oder, auf dem Lande, in sehr feuchter Jahreszeit eintreten. Anders wenn das Ende des Wachstums mit dem Ende der Feuchtigkeitsperiode zusammenfällt. Dann würde das trocknere Wetter eben die Neigung begünstigen, die Schalenmündung enger zu bauen. Der Mantel aber, in normalem Wachstum fortschreitend, müßte zu weit werden und sich daher

n Falten legen; die Trocknis würde einen solchen Hergang begünstigen, enn sie die Schnecke zwänge, sich tiefer ins Gehäuse und damit in essen engere Teile zurückzuziehen. Die Falten könnten sich morphoogisch festigen und daher typische Schwielen in der Mündung zur olge haben.

Als ein Beispiel starken Wechsels innerhalb einer Gattung kann u. a. *nnea* angeführt werden (II, 23—29). Die normale pupoide Form trägt ahlreiche Mündungsfalten bei glatter Schale; sie fehlen vollständig bei leicher Form, die außen Rippen und Stacheln trägt; sie sind schwach ntwickelt da, wo der letzte Umgang sich ablöst. Der letztere Fall erlärt sich aus der Freiheit, die Falten wieder auszugleichen. Bei der tachligen *Acanthennea* (II, 28, 29) scheinen die Mantelfalten in der Skulptur . u.) ihren Ausdruck zu finden, indem sie sich gewissermaßen nach ußen wenden.

Bei keiner Gruppe haben die Falten so hohe systematische Bedeutung rlangt, wie bei den Clausilien. E. A. Smith und B. B. Woodward haben

Fig. 16.



Der letzte Umgang der Clausilienschale mit teilweise entfernter Wand. *A* von vorn. *B* von hinten. *C* von unten. *D* von vorn nach Wegnahme der Wand und der Spindel. Die Buchstaben *a—l* s. im Texte. Dazu *cl.* Causilium. *c. p* Callus palatalis, Gaumenschwiele. *s* Sinus. *sut* Naht oder Sutur.
Nach E. A. Smith und B. B. Woodward.

ns eine historische und kritische Zusammenstellung der Bezeichnungen egeben. Sie zeigen uns, daß verschiedentlich in der Nomenklatur Ver-

wirrung eingerissen war. Was Roßmäßler, Dupuy und Moquin-Tandon als Columellarfalte, Clessin als Spindelfalte bezeichnet hatten, führt schon bei Cautraine und Pfeiffer, ebenso bei A. Schmidt, Kobelt, P. Fischer, Böttger den Namen Subcolumellarfalte. Das würde nichts ausmachen, wenn nicht als Columellarfalte manchen Autoren, Cantraine, Fischer usw., dieselbe Leiste gälte, welche sonst als Unterlamelle geführt wird. Stellen wir daher die Bezeichnungen zusammen, wie sie jetzt allgemein üblich sind nach Smith-Woodwards Figuren:

E. A. Smith und B. B. Woodward	Deutsche Autoren	Fischer
	Auf der Spindelseite:	
a) Lamella superior	Oberlamelle	Lamelle pariétale
a′) Lamellae interlamellares	Interlamellare	Plis interlamellaires
b) Lamella inferior	Unterlamelle	Lamelle columellaire
c) Lamella subcolumellaris	Subcolumellarlamelle oder Spindelfalte	Pli subcolumellaire
	Auf der Spindelwand, von außen nicht sichtbar:	
d) Lamella parallela e) Lamella fulcrans	Parallellamelle	
f) Lamella spiralis g) Lamella inserta	Spirallamelle	Pli spiral
	Auf der Außenlippe:	
h) 1, 2, 3, usw. Plicae suturales	Gaumen- oder Suturalfalte	Plis palataux
i) Plica principalis	Prinzipalfalte	
k) 1, 2, 3, 4 Plicae palatales	Gaumenfalte	
l) Plica lunata s. Lunella	Mondfalte	Pli lunulé, Lunella

Allen diesen Falten stehen, wie erwähnt, die Zähne gegenüber, welche in der Verschlußebene der Mündung liegen. Es ist keineswegs immer leicht, sie von den Falten zu trennen; bisweilen aber, z. B. bei *Segmentina* und *Triodopsis*, fallen sie auf durch den scharfen Absatz und durch die rein weiße Farbe, die von der der Gehäusewand absticht. Auch scheinen sie sich niemals mit einer verengten Mündung zu verbinden, sondern nur mit einem normalen Peristom. Sollten sie nicht, wenigstens zum Teil, auf ein stehengebliebenes und nachher durchbrochenes Epiphragma zurückgehen? Im Stuttgarter Museum liegt die Schale einer *Helix pomatia*, welche den Winterdeckel behalten und darauf im nächsten Frühjahr weiter gebaut hat. Der Deckel sitzt fest in seiner gewöhnlichen Lage und ist etwa zur Hälfte weggebrochen, um dem Tier den Durchtritt zu gestatten. Eine einfache Überlegung zeigt, daß das Abwerfen des

Deckels mit einer Abscheidung des Mantels einhergehen muß, die ihn an seinem Umfang auflöst. Denn während der Verschluß den Winter über völlig fest in der Mündung sitzt, fällt er beim Wiedererwachen und Herauskriechen der Schnecke ohne weiteres heraus. Wir können nun beobachten (s. u.), daß das Epiphragma an seiner Innenseite bisweilen gewisse Linien zeigt, die dem Rande des Mantels entsprechen. Der Gedanke liegt nahe, daß die Auflösung oder Erweichung ebensogut von diesen Linien ausgehen könnte, wie vom Rande; dann würde die Schnecke einen ihren Umrissen entsprechenden natürlichen Ausgang gewinnen, die stehenbleibenden Reste des Epiphragmas aber würden die Mündungszähne darstellen.

Schließlich gehört hierher als besondere Form des Mündungsverschlusses die erwähnte Trockenzeitanpassung des *Ancylus Moricandi* (Textfig. 14).

Und noch mag die Eigenheit von *Anostoma* erwähnt werden, unter deren vielen Mündungsfalten zwei an den freien Rändern miteinander verschmelzen und so einen besonderen Kanal bilden, der außen mit der Luft, innen mit dem Schaleninnern in offener Verbindung steht, ein Gegenstück zu ähnlichen Bildungen vieler Landdeckelschnecken, *Opisthoporus* u. a.

Innere Skulpturen. Abwerfen der Spitze. Septenbildung. Resorption.

Innere Skulpturen dürften auf drei verschiedene Wurzeln zurückgehen: erstens auf den Rückzug der Spitze des Eingeweidesacks aus der Gehäusespitze, zweitens auf Erhaltung von Mündungsarmaturen bei fortschreitendem Wachstum, drittens auf die Befestigung des Intestinalsacks an der Spindel.

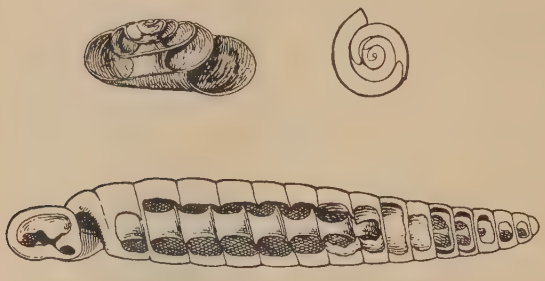
1. Der Rückzug des Intestinalsacks aus der Gehäusespitze scheint nur bei Formen mit langsamer Zunahme des Querdurchmessers, d. h. mit zahlreichen Umgängen einzutreten. In erster Linie kommen die langen Spiralgehäuse in Betracht, Pupiden, Stenogyriden, Eucalodien u. dergl. Daß die erste Erwerbung auf den Übergang einer rein zylindrischen Schale zu einer erweiterten phylogenetisch zurückgehen dürfte, wurde bereits erwähnt. Nachdem der Intestinalsack ein Stück heruntergeglitten ist und von neuem eine konstante Lage erhalten hat, sondert seine Spitze eine Querscheidewand ab, bald in Form eines geraden Septums, bald als spiraligen oder doch tütenförmigen, gewundenen Apex. Die gewöhnliche Folge ist, daß die leere Spitze abbricht und abgeworfen wird (I, 1, 2). Unklar erscheint es, warum der Bruch unmittelbar über dem Septum erfolgt. Der Vorgang kann sich des öfteren wiederholen. Grenzen für solches Wachstum sind bis jetzt unbekannt*).

Weit seltner tritt derselbe Prozeß ein bei niedrigen Schalen. Das

*) Fälle von Septenbildung mit Verlust des Spiraendes kommen auch bei Limnäen vor, haben aber mit dem Wachstum des Tieres nichts zu tun, sondern sind teratologisch (s. u.). Sie beruhen auf der Zerstörung der Spitze durch bohrende Algen.

Septum erhält Tütenform. Wesentlich ist hierbei der Unterschied, daß die ganze Schale bis zur Spitze erhalten bleibt, also ohne Decollation. Die Schale gleicht einem *Nautilus*, doch ohne Durchbohrung der Septen.

Fig. 17.



Oben *Glyptostoma newberryanum* mit mehreren, unten *Ennea* (*Diaphora*) *Möllendorffi* mit einem Septum. Nach Gude und Fulton.

Neuerdings ist durch Fulton selbst eine langgestreckte *Ennea* bekannt geworden, welche ein tütenförmiges Septum bildet, ohne die Spitze abzuwerfen. Die Schale erscheint dann im oberen Teile doppelt (Textfig. 17).

2. Im allgemeinen werden die Mündungsfalten und sonstigen Armaturen erst angelegt bei vollendetem Wachstum des Tieres. Doch kommen Fälle vor, vielleicht wiederum von deszendenztheoretischem Wert, wo bereits die ganze Armatur oder ein Teil von ihr sich entwickelt, wenn das Wachstum auf jüngerer Stufe zeitweilig sistiert wird. Es fehlt nicht an Beispielen, daß solche Vorkommnisse systematische Verwirrung angerichtet haben, indem sie in der Jugendform ein ausgebildetes Gehäuse vortäuschten und zur Beschreibung einer neuen Art verleiteten. Der Irrtum klärte sich dadurch auf, daß beim Fortschreiten des Wachstums die Armatur wieder resorbiert wurde. Solche Fälle (Textfig. 18 *c*) finden sich nach Ehrmann unter den Pupiden in der *Orcula-* und *Lauria*-Gruppe, unter den Clausilien bei *Serrulina* und der fossilen *Triptychia*.

Fig. 18.

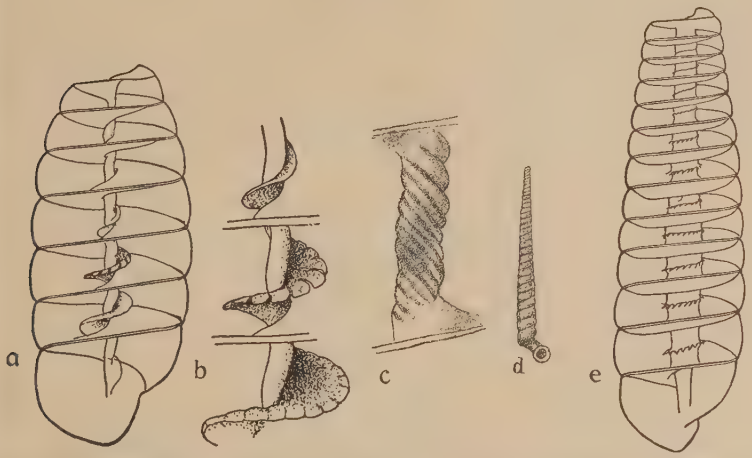
Abnorme und jugendliche Mündungsarmaturen. *a Pupa secale*, normal. *b* Dieselbe *var. edentula* Taylor. *c Pupa anglica*, jung. *d Planorbis* (*Segmentina*) *nitidus*. *a—c* nach Taylor. *d* oben nach Clessin, *d* unten nach Taylor.

In gewissen Fällen aber bleibt sie erhalten, in erster Linie bei *Segmentina*, wo die durchbrochenen inneren Septen genau die Form der definitiven aufweisen (Textfig. 18 *d*). Es liegt nahe, anzunehmen — und gerade *Segmentina* weist darauf hin —, daß hier jene Zähne vorliegen, die als Reste eines Epiphragmas aufzufassen sind (s. o.).

3. Namentlich bei den langen Zylinderformen, welche zur Decollation neigen, trägt die Spindel Falten, die oft genug durch ihr starkes Vorspringen das Lumen der Umgänge unregelmäßig verengern. Dabei sind

diese Falten an ihren Rändern oft in zierlicher Weise kreneliert und gezähnelt (I). Die Entstehung ist beinahe selbstverständlich, wenn auch im einzelnen nicht genügend untersucht. Die Spindel ist die Stelle, an der die Schnecke vermöge des Spindelmuskels an der Schale haftet. Die

Fig. 19.



a Anisospira Stearnsi. *b* Spindel derselben. *e Urocodtis lateralis.* *d* deren Spindel. *e Coelocentrum astrophorum.* *a*, *b*, *e* nach Bartsch. *c*, *d* nach Tryon.

Septenbildung und Decollation weist schon darauf hin, daß der Columellarmuskel an der Spindel heruntergleitet, so gut wie die Spitze des Intestinalsacks sich zurückzieht. Dabei müssen die oberen Muskelbündel sich lösen, während unten fortwährend eine neue Verbindung eintritt. Da ist es einleuchtend, daß die gröberen Falten und die feineren Zähne durch die verschiedene gröberen und feineren Komponenten des Spindelmuskels bedingt werden.

Wie die jugendlichen Mündungsarmaturen, können auch ganze Teile des Innengerüstes der Spira resorbiert werden. In erster Linie kommt der Vorgang bei den Auriculaceen vor (Textfig. 20). Er erstreckt sich dann auf die Morphologie des Intestinalsacks insofern, als dessen Umgänge in verschiedener Abstufung miteinander verschmelzen und schließlich jede Spur sich verwischt. Viel verbreiteter sind diese Vorgänge bei den Nacktschnecken (s. u.).

Fig. 20.

Schale von *Auricula Judae* L., angeschliffen, um die Resorption der inneren Teile zu zeigen. Nach P. Fischer.

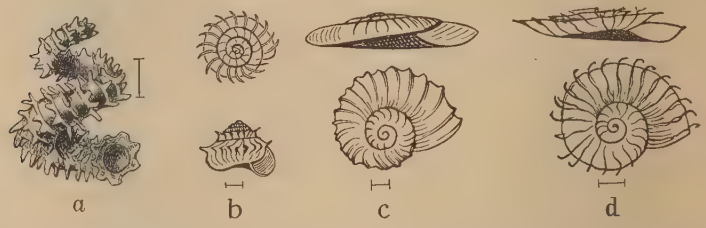
Äußere Skulptur der Schale.

Die Oberfläche der Schale kann matt oder glänzend glatt sein, so daß man feine Anwachslinien erkennt. Die neueren Untersuchungen, welche den Apex oder die Embryonalschale beachten, haben gezeigt, daß die Spira zumeist mit feinerer Skulptur beginnt,

die allmählich derber wird. Der umgekehrte Fall, bei den Larven der Prosobranchien nicht selten, scheint bei den Pulmonaten ausgeschlossen. Ich begnüge mich mit dem Hinweis auf die Tafeln (I, 7, 8; II, 14, 27; III. 9—11), aus denen die Verschiedenheit der glatten oder gerippten, der einfach oder zickzackartig gerippten, der gekörnelten Strukturen usw. ohne weiteres sich ergibt. Glattschalige Pupiden haben bisweilen einen fein gekörnelten Apex.

Die Transversalstrukturen oder Rippen der definitiven Schale, die den Zuwachsstreifen entsprechen, bleiben fast immer ziemlich fein, namentlich wenn man das absolute Maß ins Auge faßt. Relativ stark treten sie

Fig. 21.



Schalen mit transversalen Leisten. *a Cylindrella hystrix* Wright. *b Helix* (*Acanthinula*) *aculeata*. *c Planorbis cristatus*. *d Planorbis spinulosus*. *a* nach Cooke. *b—d* nach Clessin.

bei Clausilien und namentlich bei *Cerion* hervor, am stärksten aber bei den kleinen Endodontiden. *Helix* (*Acanthinula*) *aculeata* trägt ihren Namen daher, daß jede Rippe sich als Stachel erhebt, ähnlich *Cylindrella hystrix* und *Planorbis cristatus*. Relativ die größten Skulpturen zeigt wohl *Urocoptis Ellioti* (I, 14, 15). Aber, wie gesagt, entsprechend hervortretende Skulpturen fehlen den größeren Formen oder behalten bei ihnen dasselbe absolute Maß, so daß sie erst mit der Lupe erkannt werden. Hie und da erscheinen die Rippen als unregelmäßige Knotenlinien, z. B. bei *Bulimulus nesioticus* Dall von den Galapagos oder bei der afrikanischen *Pseudachatina Martensi* d'Ailly (II, 13, 12). Solche Unregelmäßigkeit zeigt sich unter Umständen in zerstreuten Grübchen, wie bei *Bulimulus Simrothi* (II, 16). Dall ist geneigt, solche auf den Salzgehalt des Bodens und der Luft zurückzuführen, welche gelegentlichen Reiz des Mantelrandes durch Salzkörnchen bedingen.

Längs- oder Spiralstreifung macht sich meist wenig bemerkbar, wiewohl sie bei der Bildung das erste Element ist (s. u.). Dementsprechend sieht man sie wohl am klarsten beim Apex, wie es d'Ailly von *Pseudachatina* abbildet (II, 14). Sie tritt bald zurück gegen feine Rippen und Knoten. Ob die Tuberkeln von wechselnder, aber immer mäßiger Stärke, lediglich den Kreuzungspunkten von Rippen und Streifen angehören, läßt sich meist kaum so gut entscheiden als bei *Chloritis squamulosa* Tate. Dasselbe gilt von den feinen Haaren des Periostracums, die z. B. bei

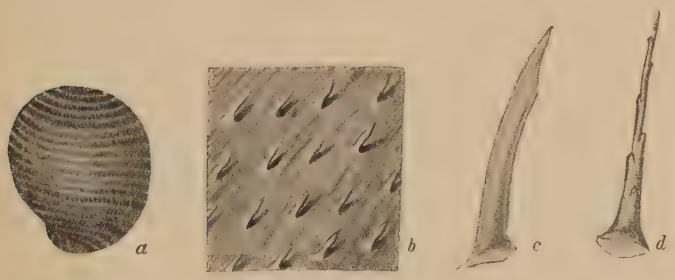
unserer *Helix* (*Trigonostoma*) *obvoluta* einen fein sammetigen Überzug bilden, der sich leicht abnutzt. Stärkere Haare folgen oft deutlich einer ausgesprochenen Kante, z. B. bei *Eulota elegantissima* Pfeiffer, in doppelter Längsreihe stehen sie bei *Trochozonites hystrix* d'Ailly (II, 10, 11), bei *Thysanota* werden sie keulenförmig erweitert (II, 7). Bei *Angesella setigera* Tate ordnen sie sich in Linien, die sich mit den Rippen kreuzen (Textfig. 22). Bei *Bulimulus trichodes* folgen sie den Querrippen. Andere Beispiele von Anordnung und Form zeigt Textfig. 23.

Fig. 22.

Angesella setigera Tate. Stark vergr. Schalenstruktur. Nach Tate.

Schließlich kann man noch auf die fein gekerbte Nahtlinie hinweisen, die man u. a. bei manchen Clausilien antrifft.

Fig. 23.



Haarbildung des Periostracums. *a* Junger *Planorbis corneus*. *b* Periostracum von *Helix revelata*. *c* Ein einzelnes Haar von derselben. *d* ein solches von *Helix granulosa*. Nach Taylor.

Struktur der Schale.

Die feinere Zusammensetzung der Schale ergibt sich aus ihrer Entstehung (s. u.). Hier mögen nur einige Hauptzüge erwähnt werden.

Die Schale der Pulmonaten erreicht nie oder nur ausnahmsweise die Dicke wie bei vielen Vorderkiemern. Ebensowenig läßt sich eine deutliche Perlmutterschicht als Hypostracum nachweisen. Vielleicht erinnert noch am meisten daran der verdickte Belag, den *Zonites verticillus* von Strecke zu Strecke während der Wachstumspausen abscheidet. Ein bräunliches Periostracum hebt sich dagegen oft deutlich ab. Auf dem Lande sind die stärksten Schalen die der xerophilen Wüstenbewohner, während umgekehrt feuchtes Klima zarte, schließlich glashelle Gehäuse zeitigt. Kalkboden begünstigt die Dicke der Schale gegenüber Sand- und Urgebirgsboden. Eine ganz abnorme Mächtigkeit erreicht die Wand der *Tachea*, die Taylor abbildet (Textfig. 12). Um so auffallender ist es, daß unter den Wasserbewohnenden dicke Schalen nicht fehlen. *Miratesta* bildet wohl das Maximum, *Pedipes* etwa am Strande.

Der Einfluß des Meerwassers zugunsten der Kalkbildung tritt wohl am klarsten hervor bei *Valenciennesia* und *Siphonaria*. Erstere, aus Süß- oder Brackwasser, läßt die Zugangsräume zur Atemhöhle bei dünnerer Wand auch von oben hervortreten, letztere nur von der Unterseite; oben ist die Fläche durch stärkere Kalkauflagerung ausgeglichen (VIII, 19, 20).

Über die Färbung s. u.

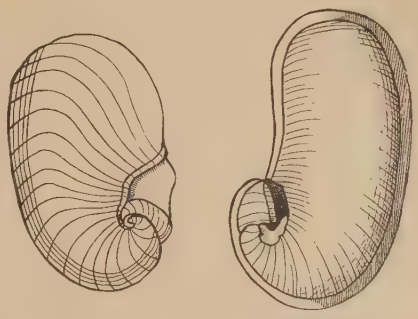
b. Verkümmerte Schalen der Nacktschnecken.

Bei zunehmender Ausbildung der Schalenlappen wird das Gehäuse dünn, der verdickte Rand namentlich zu einem biegsamen Häutchen, wie bei *Vitrina*. *Helicarion* ist eine vielleicht anatomisch in Zukunft noch zu zerlegende große Gattung, bei der die Schalen etwas in der Dicke und in der Form von der kugeligen bis zur ohrförmigen Gestalt hin- und herschwanken (V, 1—5). Die Nacktschnecken setzen also mit zarten Schalen ein, was nicht ausschließt, daß gerade hier nachträglich besonders reiche Kalkabscheidungen auftreten. Es scheint, als ob die Mantelorgane, namentlich das Herz, eines besonderen Schutzes bedürften. So sehen wir bei *Ostracolethe* ein derbes Kalkplättchen über dem Herzen (V, 18), daran schließt sich eine außerordentlich dünne Hautschale, die den ganzen Intestinalsack unter dem Mantel bedeckt, hinten wie ein Tuch faltig zusammengerafft ist (V, 19) und mit einem Zipfel aus dem feinen Mantelschlitz herausschaut (Textfig. 9). Die Vermutung liegt nahe, daß die Kalkplatte der unserer Limaciden entspricht. Doch kam diese ganz anders zustande. Hier haben wir von der *Parmarion*-Gruppe auszugehen. *Parmarion* hat zunächst eine Schale, welche den Intestinalsack überzieht, dabei aber spiralig aufgewunden ist (V, 14), nur daß es bisher meist noch nicht gelungen ist, die Anzahl der Umgänge und das Verhältnis zur Spindel genau festzustellen. Denn die untere Hälfte des Gehäuses wird durch Resorption zu einem feinen, schließlich nicht mehr zu verfolgenden Häutchen umgestaltet, und zwar so, als ob ein Horizontalschnitt quer durch das Gehäuse hindurchginge. Was drüber ist, bleibt erhalten, die untere Hälfte fällt der Resorption anheim. Lappige Stücke davon sieht man hie und da abgebildet. Es scheint, als wenn die Ebene, in der die Aufsaugung beginnt, durch die oben erwähnte Mantelkante bestimmt würde. Soviel das erhaltene Plättchen erkennen läßt, hatte die ganze Schale genau einen Umgang. Bemerkenswert ist, daß solche Schalen oft eine zweite Haftfläche am Körper gewinnen, indem das Vorderende links am Boden der Schalentasche fest anhaftet; die andere Haftfläche liegt hinten im Gewinde, wo der Spindelmuskel ansitzt.

Sicherlich ist der geschilderte Vorgang an verschiedenen Stellen des Systems unter dem Einfluß mit Wasserdampf gesättigter Luft eingetreten. Das folgt schon aus der wechselnden Zahl der Umgänge bei solchen Halbnacktschneckenschalen, wenn die Zahl auch kaum über 3 steigt. In allen Fällen handelt es sich dabei um Schalen mit rasch zunehmendem

Index des Gewindes. Lappige Reste des Periostracums von der unteren Schalenhälfte finden wir bei *Peltella* so gut wie bei *Parmella* (Textfig. 10). Ähnlich bei *Parmacochlea Smithi*, die ich untersuchte. P. Fischeri hat wie Hedleys Abbildungen zeigen (Textfig. 24), nicht nur die Resorption der unteren Hälfte vollendet, sondern noch in der Mündung an der Naht ein überschüssiges Kalkplättchen eingefügt.

Fig. 24.



Schale von *Parmacochlea Fischeri* E. A. Smith. Links von oben, rechts von unten. Nach Hedley.

In dieser Linie, bei *Parmarion* etwa, dürfte die Entstehung der gewöhnlichen Limacelle der Nacktschnecken, zum mindesten der Limacidenschale zu suchen sein. Die Resorption der unteren Hälfte ist durchgeführt; sie wird gar nicht mehr angelegt, die Spira hat sich ausgeglichen. Welche Regeln die Größe der Platte bestimmen, ist vorläufig unklar, denn wenn sie bei manchen Limaciden die Schalentasche vollkommen ausfüllt und in deren Peripherie ihre Wachstumsgrenze findet, herrscht bei *Paralimax* anscheinend gar keine Wechselbeziehung zwischen beiden, denn die schlanke Limacelle bleibt viel kleiner als die Tasche, nur die Hinterenden von beiden fallen immer zusammen (VI, 10).

Die Schale zeigt auf der Oberseite die Zuwachslinien deutlich, während der untere Kalkbelag häufig sehr unregelmäßig wird. Die Zuwachslinien ergeben dabei immerhin eine Reihe von Verschiedenheiten, je nachdem der Nucleus streng am Hinterende bleibt (*Limax*, *Paralimax*, *Gigantomilax*, *Trigonochlamys*, *Pseudomilax*, Urocycliden u. a., IV, 19; V, 22; VI, 5—10) oder sich vom Hinterende entfernt. Dann nimmt die Schale das Aussehen einer Napfschnecke an, wie bei *Amalia*. Bei *Gigantomilax* liegt der Nucleus gerade am Hinterende in der Mitte einer geraden Querlinie, an der die Zuwachsstreifen halt machen, ohne hinten herumzugreifen (VI, 9); *Limax* zeigt nach vorn noch das Überwiegen der Außenlippe (VI, 8), während viele Schalen symmetrisch geworden sind. *Mariaella* hat den Nucleus rechts hinten am Rande. Zunächst erhalten diese Differenzen wenig Bedeutung, solange sie nicht überall in der Ontogenie verfolgt sind.

Der unregelmäßige Kalkbelag der Unterseite schmiegt sich manchmal noch in seiner Form der Oberfläche so eng an, daß das Schälchen auch unten die normale Wölbung beibehält. In anderen Fällen füllt er die Höhlung vollständig aus, so daß selbst unregelmäßige Vorsprünge entstehen. Leydig hat gezeigt, daß maximale Verdickung, wie bei Gehäuseschnecken, auch bei *Limax* von dem Kalkboden abhängen kann, auf dem das Tier lebt (VI, 6, 7). Im gegenteiligen Falle beschränkt sich die Kalk-

abscheidung auf einzelne zusammenhangslose Stellen, so daß die Stücke nur noch durch ihr Anhaften an der conchinösen Haut in ihrer Lage erhalten werden, so besonders in der Pseudomilax-Gruppe.

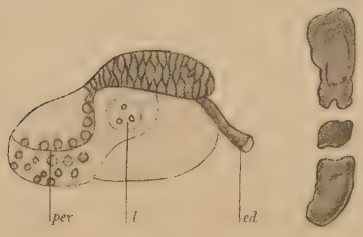
Bei aller Ähnlichkeit der platten Schale scheint doch *Parmacella* einen besonderen Typus darzustellen. Aus der Entwicklungsgeschichte wissen wir wenigstens so viel, daß der Embryo und die junge Schnecke das mützenförmige, kugelige, noch völlig ungewundene Schälchen der *Veliger*-Larve trägt (IV, 25, 27). Es entspricht etwa der Gehäusespitze der gewöhnlichen Schalen, das wir erst abrechnen bei der Zählung der Umgänge. Daran schließt sich dann in Alloiostrophie die Kalkplatte an (IV, 24), wobei nachträglich auch noch der kugelige Apex durch Kalk verstärkt wird. Die Platte zeigt deutliche Aufwindung, die aber nur den Bruchteil eines Umgangs beträgt. Vermutlich haben wir hier die einzige Schnecke vor uns, bei der die anfängliche, symmetrische Larven- oder Jugendschale als besonderer Apex in ihrer ursprünglichen Form erhalten blieb.

Die vorhin erwähnte Auflösung des Kalkbelags in einzelne Inseln, die dem Periostracum anhängen, führt zum förmlichen Zerfall der Schale, wie er bei den Arioniden eintritt. Deren Anlage beruht zunächst, wenigstens bei *Geomalacus*, auf einem ganz anderen Prinzip. Es wird von der Kalkplatte der Limaciden gewissermaßen nur die vordere Hälfte angelegt, welche kappenförmig Herz und Niere bedeckt (VI, 2, 3). Die hintere Hälfte fehlt vollständig. Ob sie zuerst als Conchinhäutchen existiert, wird die Ontogenie entscheiden müssen, von der auch noch Aufschluß über unsere gemeinen Arionen zu erwarten ist. Man findet bei ihnen schließlich die Schale in einen Haufen verschieden großer Kalkkrümel zerfallen.

Das Geomalacusstadium findet sich im erwachsenen Zustande bei dem östlichsten Anadenus, dessen Schale nach Collinge einen Halbkreis bildet, wobei der abschließende Durchmesser die hintere Grenzlinie ist.

Dem Zerfalle nach würden sich hier die Janelliden anschließen, nicht aber der Entstehung nach. Ihre Schale sitzt in einer engen, länglichen Tasche von unregelmäßiger Begrenzung so, daß sie sie völlig ausfüllt. Vermutlich liegt der Anknüpfungspunkt bei *Ostracolethe*, deren hartem Schalenteile die Janellidenschale entsprechen würde. Besonders bezeichnend für deren Schalentasche ist es nun, daß sie durch hereinwachsende Teile des Integuments in mehrere, gewöhnlich drei, Taschen von verschiedener Größe zerlegt wird. Jede wird von Kalk ganz ausgefüllt, so zwar, daß er entweder ein derbes Stück bildet von unregelmäßiger Begrenzung oder in viele kleine Stücke zerfallen ist, die sich mit zugespitzten

Fig. 25.



Schale verschiedener Janelliden. *ed* Enddarm. *per* Pericard. *l* Lungeneingang. Nach Simroth.

Enden fest ineinanderkeilen. Ja, bei dieser letzteren Disposition findet man selbst einzelne der kleinen Stücke jedes für sich in einer besonderen Tasche abgeschlossen (Textfig. 25).

An die Arioniden knüpfen die Philomyciden an, mit ihrer den ganzen Rücken überziehenden Schalentasche. Der Umstand, daß sie bisweilen noch durch ein Loch in der vorderen Hälfte nach außen mündet, läßt eine ähnliche Schalenanlage erwarten, wie bei *Geomalacus*. Doch findet man die Tasche immer leer. Nur Collinge gibt an, daß er vereinzelt noch einen Kalkrest getroffen habe.

Ob das minimale Mantelschild von *Selenochlamys* noch einen Schalenrest einschließt, konnte bisher nicht ausgemacht werden, aus Materialmangel. Ebenso unsicher liegen die Verhältnisse bei *Apera*, die nach meiner Vermutung keine Schalentasche hat, sondern durch Abwerfen des (kleinen soliden?) dunklen Schalenhörnchens zur Nacktschnecke wird.

Wir würden hier eine besondere Reihe erhalten, die von Gehäuseschnecken zu reinen Nacktschnecken hinüberführt. *Daudebardia* kann sich anfangs noch ganz oder fast ganz in der hyalinenartigen Jugendschale bergen. Das hört auf bei der Verlängerung und Erweiterung des Vorderkörpers, welche das Schalenwachstum zwar nicht sistiert, aber zu Erweiterung und Alloiostrophie führt. *Testacella* (IV, 4—6) erweitert die Schale, die ebenso aufs Hinterende beschränkt bleibt, gleich anfangs ohrförmig und kontinuierlich. Schließlich würde sich der Intestinalsack völlig aus der Schale herausziehen. Durch Abwerfen des überflüssig gewordenen Restes würde endlich *Apera* entstehen.

Noch mag bemerkt werden, daß auch bei anderen Gruppen als den Verwandten von *Parmarion*, ohrförmige Schalen zur Nacktschneckenbildung führen können; vergl. *Amphibulina* (IV, 2), *Neohyalimax* (VI, 11, 12), aus ganz verschiedenen Gruppen.

Schließlich sind hier die wiederholt erwähnten Vaginuliden anzureihen, welche die flache, äußerlich den Rücken bedeckende Embryonalschale abwerfen*). Alle Konstruktionen eines Urmollusks, das statt Prorhipidoglossum besser Urpulmonat heißen sollte, laufen auf ein Geschöpf hinaus mit einer flach gewölbten Rückenschale, die sich nachher verengt zu einer mützenförmigen, kugeligen Kappe. Beide Anfangsstufen finden wir in ihrer Reinheit bei unseren Nacktschnecken und, wie es scheint, nur hier, den flachen, symmetrischen Napf bei *Vaginula*, die kuglige symmetrische Jugendschale bei *Parmacella*.

c. Teratologie der Schale. Variabilität.

Als rein teratologisch wird man nur solche Verbildungen der Schale bezeichnen dürfen, die auf Verletzungen beruhen, sei es der Schale selbst, sei es des Mantels. In vielen Fällen, namentlich bei verheilten Brüchen,

*) Unter dalmatinischen Ackerschnecken, *Agriolimax agrestis*, traf ich Exemplare mit offenem Mantelloch, ohne Schale in der Schalentasche. Sie schien auch hier abgeworfen worden zu sein.

erkennt man ohne weiteres die Ursache (Textfig. 26). Aber da schon wird der Übergang zu normalen Vorgängen hergestellt; die Heilung erfolgt nach demselben Prinzipe wie die Bildung der Septen bei Decollation, nämlich mindestens jedesmal ohne Erneuerung des Periostracums, soweit nicht die Mündung in Frage kommt, denn das Periostracum wird nur vom Mantelrand gebildet (s. u.). Ein ähnlicher Übergang wurde vorhin bereits für die Entstehung mancher Armaturen aus dem Epiphragma angenommen (s. o.).

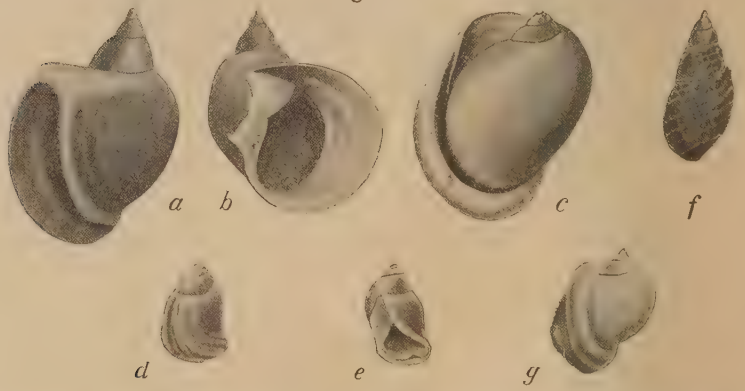
Fig. 26.

Zerbrochenes und wieder repariertes Gehäuse von *Helix nemoralis*. Nach Taylor.

Es bleibt indes fraglich, ob nicht Fälle von abweichender Windungsrichtung, die man gewöhnlich unter den Begriff der Variabilität, des Atavismus oder der Mutation bringen würde, auf Verletzungen des Mantelkragens zurückzuführen, also teratologisch sind. Wenigstens hat man bei epidemischem Auftreten scalarider *Planorbis*-Schalen, die öfter beobachtet worden sind, an parasitäre Einflüsse auf den Mantel gedacht.

Wenn verstärkter Wellenschlag den letzten Umgang der Limnäenschale erweitert, da ein verkürzter und verbreiterter Fuß eine bessere

Fig. 27.



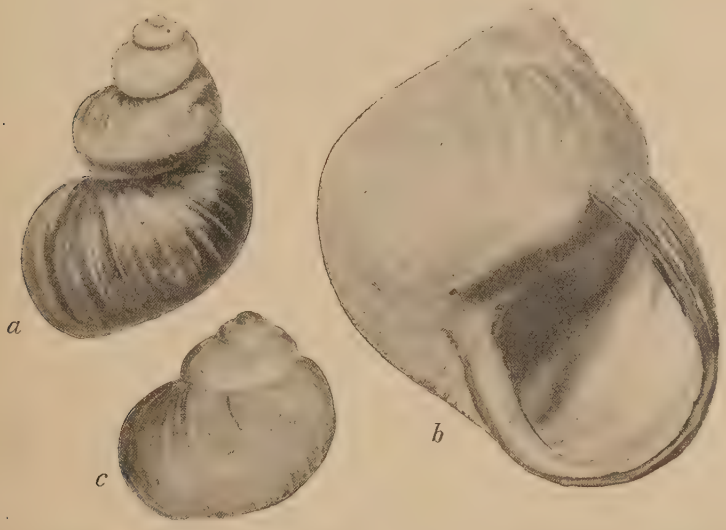
Abweichende Schalen von Limnäen. *a Limnaea stagnalis var. bodamica* Miller, vom Bodensee. *b L. stagnalis* mit erweiterter Lippe. *c—e L. peregra*. *c* mit umgekrempelten Mundsaum. *d, e* mit unregelmäßiger Lippe, vermutlich durch Anhaften von *Hydra viridis* veranlaßt. *f L. palustris*, hammerschlägig. *g L. auricularia* vom Aralsee, unter periodischer Einwirkung von salzigem oder brackischem Wasser. Nach Taylor.

Saugfläche darstellt, dann verquicken sich ebenfalls Variabilität und Teratologie (Textfig. 27), und es kommt bloß darauf an, ob fortgesetzte Beeinflussung die Abweichung festigt und erblich macht, so daß die Variabilität zur Artbildung führt.

Umgekehrt kann nordisches Klima bei denselben Limnäiden die Größe herabsetzen, die Fortpflanzung auf einem relativ früheren Entwicklungsstadium eintreten lassen und Zwergrassen erzeugen als Anfänge künftiger Species.

Milde Winter können einen höheren Prozentsatz eingedeckelter Schnecken das Frühjahr erleben lassen als den gewöhnlichen Durchschnitt, sie können auch vereinzelten erwachsenen Formen, die der Regel nach ihr natürliches Lebensende finden würden, das Wiedererwachen und neuen Schalenansatz gestatten. Die Abnormität eines solchen Falles von Riesenwuchs bei einer *Helix pomatia* ergab sich aus der Untersuchung der Radula, die abweichende Zahnreihen hinzugefügt hatte. Es ist schwer,

Fig. 28.



Helix pomatia aus Schwaben. *a* Scalaride Form. *b* Riesenwuchs. *c* Zwergform. Nat. Gr. Nach Buchner.

diesen Riesenwuchs von dem durch günstige Sommer erzeugten zu unterscheiden. Der letztere fällt unter die Kategorie der Variation, der erstere unter die der Mutation. Dem Riesenwuchs steht der Zwergenwuchs gegenüber (Textfig. 28 *b*, *c*).

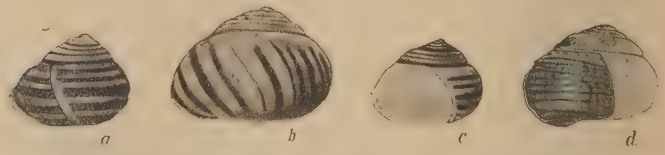
Die fortlaufenden Varietätenreihen, die mit der geographischen Entfernung parallel gehen, sollen hier zunächst unberücksichtigt bleiben.

Riesenwuchs infolge ungewöhnlicher Wiederaufnahme des Wachstums wie bei der erwähnten Weinbergschnecke, macht sich an der Schale selbst auffällig, wenn das Peristom irgendwie gekennzeichnet ist durch Erweiterung oder dergl., wobei sich natürlich das Ansatzstück scharf absetzt (Textfig. 33 *d*). Oder es tritt ein plötzlicher Umschlag in der Zeichnung ein, so daß die alte Schale oder das Ansatzstück das normale Verhalten zeigt. Selbstverständlich ändert das Ansatzstück zumeist ab, und wir haben die Übergänge, wo es sowohl die normale Struktur als Richtung ändert (Textfig. 29, 33 *c*).

Riesenwuchs kann auch bloß den Mantel ergreifen, so daß der Rand für das Tier zu weit wird. Dann krämpelt sich das Peristom um, wie

in Textfig. 27 *c*. Das Gegenteil finden wir bei der sogen. Hammerschlägigkeit, die bei großen Limnäen individuell auftritt (Textfig. 27 *f*). Sie besteht darin, daß ein Zuwachsstreifen nicht eine fortlaufende Kurve darstellt, sondern in einzelne gerade Abschnitte zerfällt, wie bei gekanteten

Fig. 29.

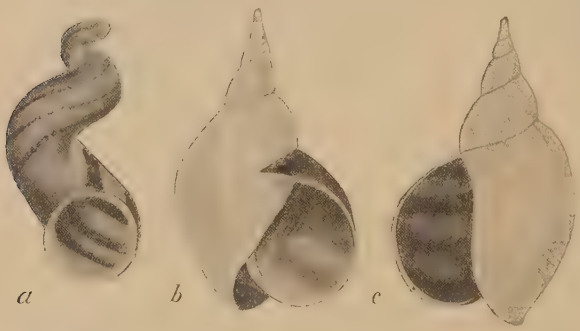


Gehäuse mit abgesetztem früherem Peristom, mit einer von *a*—*d* zunehmenden Strukturveränderung des Endstücks. *a*, *c* *Helix hortensis*. *b* *H. nemoralis*. *d* *H. pisana*. Nach Taylor.

Schalen. Doch ordnen sich die Endpunkte der geraden Strecken nicht zu zusammenhängenden Reifen, sondern die Schale zeigt lauter unregelmäßig verteilte, flache Stellen. Man will sie wohl zu Ernährungsverhältnissen in Beziehung bringen: Zeiten des Hungers erlauben dem Mantel nicht mehr volle Ausfüllung des Peristoms, daher sich seine Peripherie gewissermaßen dadurch verkürzt, daß sie sich in kurze Sehnen zerlegt.

Richtungsänderungen, die kontinuierlich bleiben und damit kaum den Eindruck der Regelmäßigkeit verlieren, erhöhen eine Schale immer mehr, bis sie schließlich korkzieherartig oder scalarid wird. Buchner unterscheidet bei *Helix pomatia* die Forma turrita, die nur auf Verlängerung beruht, die Forma suta, bei der sich die Naht vertieft, und die Forma scalaris, bei der die Verlängerung der Schale und die Vertiefung der Sutur weiter fortgeschritten ist (Textfig. 28 *a*). Das Maximum führt zu völliger Lösung der Umgänge voneinander und zu füllhornähnlichen Formen (Textfig. 30 *a*).

Fig. 30.



Abnorme Schalen von *Helix aspersa*. *a* mit losgelösten Windungen. *b*, *c* mit Verwendung einer *Limnaea stagnalis*. Nach Taylor.

Höchst wunderlich ist die *Cylindrella hystrix* Wright (Textfig. 21 *a*), welche Cooke wohl mit Unrecht unter den Fällen von Ablösung der Windung subsumiert. Hier haben wir vielmehr eine doppelte Schraube: die engere wird von der Spira in gewohnter Weise um die Spindel ausgeführt, welche letztere selbst wieder eine sekundäre weitere Schraube

um die ideale senkrechte Achse der Schale beschreibt, — eine Art epicyclischer Entwicklung und damit das Maximum von Komplikation der Schneckenlinie schlechthin.

Bei *Planorbis* (Textfig. 31) finden sich wohl die reichsten Kombinationen regelmäßiger und unregelmäßiger Abweichungen, scalaride, losgelöste rechts- und linksgewundene (wobei leider die Untersuchung des Tieres

Fig. 31.

Abnorm gewundene Planorbis-Schalen. *a—e Planorbis carinatus. f Pl. marginatus. g, h Pl. spirorbis. i Pl. vortex.* Nach Taylor.

zur Feststellung der wirklichen Windungsrichtung zumeist nicht ausgeführt wurde), endlich beliebig zusammengewickelte. Die vier oberen Stücke von *Pl. carinatus* entstammten einem Wasserlauf bei Leeds, in welchem die normalen die Ausnahme bildeten; die Schalen waren mit einer dunklen Kalkmasse inkrustiert, worin Taylor die Ursache der Variation erblicken will. Aber gerade diese massenhaften Abweichungen der *Planorbis*-Schale erhalten einen erhöhten Wert angesichts der starken Variation des fossilen *Pl.* (*Carinifex*) *multiformis* von Steinheim, der in der Geschichte des Darwinismus so oft Verwendung fand.

Lokale Verletzung des Mantelrandes führte zweifellos die Limnäenschalen mit eingebuchtetem Peristom herbei (Textfig. 32). Schwieriger sind Längsschwielen in der Schale zu beurteilen, für die Taylor eine ähnliche Ursache annimmt. Ein verdicktes Peristom dagegen, dem ein normales folgen kann (Textfig. 27 *g*), soll von dem Wechsel des Wassers herrühren, das bald brackisch, bald wieder ausgesüßt wurde.

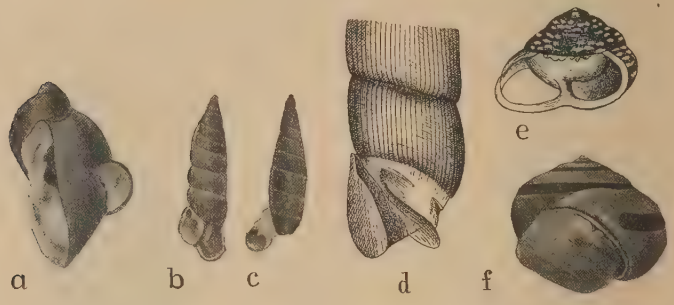
Fig. 32.

Limnaea auricularia mit verbildetem Peristom; in *c* ist die Norm wieder hergestellt. Nach Sykes.

Bei Schalenzertrümmerung kommt es ganz darauf an, welche Stelle von dem Eingriff betroffen wurde. Geht ein Stück Peristom weg, dann

wird von den Bruchenden aus ein neues gebaut. War aber das Peristom erhalten und die Schale bekam ein Loch, dann entscheidet seine Entfernung von dem Peristom die weitere Folge. Liegt das Loch über dem Punkt, bis zu dem die Schnecke sich ins Haus zurückzieht, dann wird es

Fig. 33.



Schalen mit doppelter Mündung. *a Limnaea auricularia. b, c Clausilia bidentata. d Cl. biplicata. Helix (Arionta) arbustorum. f Helix nemoralis. a, b, e* benutzen die obere, *d* und *f* benutzen die untereMündung *a, b, c, f* nach Taylor. *d, e* nach P. Hesse.

einfach durch neue Schalensubstanz ausgefüllt. Dasselbe geschieht wohl mit Löchern, die zwischen jenem Punkt und dem Mundsaum liegen, wenn sie klein sind. Ist dagegen eine solche Öffnung weit genug, um dem Körper, der sich ausstülpt, den Durchtritt zu gestatten, dann wird sie von nun an als Schalenmündung benutzt und von ihr aus ein normales Mündungsstück in etwas verschobener Richtung neu angebaut (Textfig. 33). Solche Schalen mit doppelter Mündung sind nicht allzu selten. Taylor bildet eine *Limnaea peregra* ab mit dreifachem Peristom. Es handelt sich offenbar um rein mechanische Verhältnisse.

Zu diesen Formen der Regeneration gehört auch das Verhalten gegenüber von Fremdkörpern, die zwischen Schale und Mantel eindringen. Cooke bildet eine *Helix rosacea* Müll. ab, bei der sich ein Grashalm weit in das Gehäuse hineingedrängt hatte. Er war einfach von Schalensubstanz eingescheidet und die Scheide auf gleiche Weise an die Außenfläche angeleimt.

Wunderlich aber sind die Fälle, in denen ein Fremdkörper auf irgend eine Art mit dem Rand der wachsenden Schale sich fest verbindet, ohne das Leben der Schnecke zu gefährden. Sie baut dann weiter, vielleicht in etwas abgeänderter Richtung, und nimmt den Fremdkörper mit in ihre Schale auf, unter Umständen so, daß sie sich ihn zunutze macht und an eignem Material spart. So sehen wir es bei einer *Helix aspersa*. (Textfig. 30 *b, c*), die in ihrer Jugend in eine Limnäenschale geriet, von der sie sich nicht befreien konnte. Sie hat beim Weiterbauen die Spindelseite der *Limnaea* benutzt als einen Teil der eignen Schale. Ein anderes

Individuum derselben Art hatte gar eine Nuß in ihre Schale eingebaut. Schließlich kommen Fälle abweichender Mündungsarmatur vor. So hat die *var. edentula* von der *Pupa secale* anstatt der Zähne einen fortlaufenden Callus (Textfig. 18 *a* und *b*).

Opercula rgebilde.

Ich habe schon eingangs angeführt, daß ich die verschiedenen Abscheidungen, mit denen die Pulmonaten die Mündung ihrer Schale völlig verschließen können, für homolog halte, mögen sie wieder abgestoßen werden, mögen sie sich dauernd mit der Schale oder mit dem Fuße verbinden. Auf jeden Fall ist zu betonen, daß der Reichtum der Verschlußvorrichtungen die einseitig auf den Fuß beschränkten Opercula der übrigen Gastropoden weit hinter sich läßt.

a) Das Epiphragma. Der zeitweilige Schalenverschluß, mit dem sich die Lungenschnecken gegen Trocknis schützen, knüpft an die gewöhnliche Schleimabsonderung des Mantels an. Wenn das Haus an eine Unterlage angedrückt ist, dann zieht das dünne Häutchen erhärteten Schleims vom Peristom zum Stein oder zur Baumrinde hinüber als einfache Verlängerung der Schale. Liegt die Schale frei, dann spannt es sich als durchsichtige Membran quer herüber. Allerdings pflegt diese dann eine weißlich kalkige, fein siebartig durchbrochene Stelle zu haben, das Fenster, das von der Umrandung des Pneumostoms erzeugt wurde. Hält das trockene Wetter an, so daß die Schnecke an Volumen verliert und sich weiter in die Spira zurückzieht, dann kommt wohl eine zweite und dritte Membran zur Abscheidung.

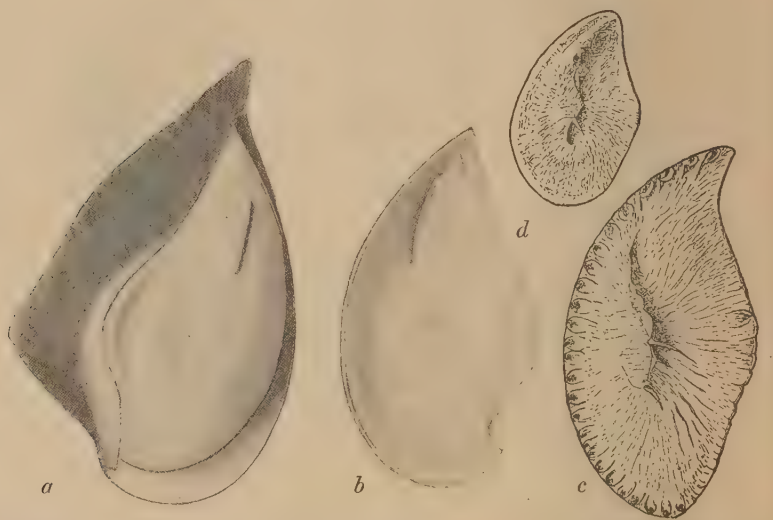
Soweit mein Urteil reicht, ist das die einzige Epiphragmabildung, die sich etwa in dem gemäßigten Klima von Mitteleuropa und weiter nordwärts vollzog. Erst die Xerophytenregion der Mediterranländer mit ihren schärferen Gegensätzen von feuchten und trocknen Perioden veranlaßt, in unserem Erdteil wenigstens, den Mantelrand zu stärkerer Abscheidung nicht nur von Schleim, sondern auch von Kalk. Dabei ist allerdings die Grenze nicht so scharf zu ziehen, daß nicht auch trockneres Hügelland in unserem Vaterlande an kleineren Formen weiße Kalkdeckel hervorrufen könnte. Aber man wird festhalten müssen, daß der Unterschied zwischen durchsichtigen Sommerdeckeln für kürzeren Gebrauch und dem kalkigen Epiphragma für die Winterruhe, den wir bei unserer Weinbergschnecke finden, erst eine sekundäre Anpassung an unser deutsches Klima ist; denn die Verwandten leben alle jenseits der Alpen. Und eine *Leucochroa candidissima* aus trocknen Mittelmeergegenden macht nicht nur den äußersten Verschluß, sondern auch die nachträglichen darunter weiß und kalkig. Wir treffen eben auch hier, wie überall in der Natur, eine Kette von Übergängen.

Man kann wohl noch einen Unterschied zwischen den dünnhäutigen und den kalkigen Epiphragmen herausfinden. Jene sind stets flach in

einer Ebene, diese können sich nach außen vorwölben. *Helix aperta* z. B., die in der guten Jahreszeit weit über das aus schnell zunehmenden Umgängen bestehende Gehäuse herauswächst — die beiden Tatsachen stehen in Korrelation —, bildet ein stark konvexes Epiphragma.

Das Epiphragma, das Smith von *Thaumastus*-Arten abbildet (Textfig. 34 *c*, *d*), zeigt auf der Innenseite deutlich die Linien, in denen

Fig. 34.



Epiphragmen. *a* Mündung von *Achatina immaculata* Lam. mit Epiphragma. *b* Dasselbe Epiphragma von der Innenseite. *c* Epiphragma von *Thaumastus Sangoae* und *d* von *Th. bitaeniatus*, beide von innen. Nach E. A. Smith.

sich die Ränder des über dem Fuß sich schließenden Mantelrandes trafen. *Achatina* aber zeigt an Stelle des erwähnten Fensters einen offenen Schlitz (*a*, *b*). Daß der Winterdeckel in der Schale befestigt bleibt und von der erwachenden Schnecke durchbrochen werden kann, wurde oben gezeigt. Daß die Durchbrechung gelegentlich in jenen Linien, dem Fenster oder dem Schlitz, geschehen sein und zur Bildung der Zähne in der Mündungsarmatur geführt haben möchte, wurde vermutet. Es versteht sich von selbst, daß hier die Schnecke den besten Ausgang finden müßte, denn die vorgezeichneten Linien entsprechen dem Weg, den sie beim Rückzug nahm. Und die Armatur der *Segmentina* deutet durch ihre Form auf solchen Hergang. Denn es bleibt auffällig genug, daß auch manche der kleineren *Planorbis*-Arten beim Austrocknen ihrer Sümpfe das Gehäuse durch einen weißen Kalkdeckel schließen, neben der Lunge Beweis genug für die Herkunft vom Lande.

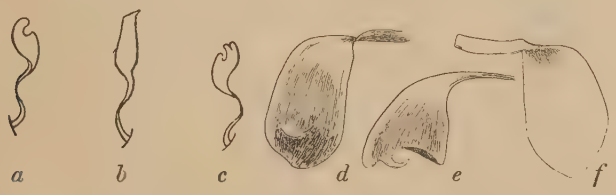
Nach Allman besitzt auch das Epiphragma von *Helix aspersa* eine Öffnung. Beim Wiedererwachen im Frühjahr soll die Schnecke den Deckel nicht einfach abwerfen, sondern von der Öffnung aus zertrümmern.

b) Das Operculum. Über das Operculum der jungen Parmacellen, das als runder, derber Deckel dem Fuß aufsitzt und dann abgeworfen wird (IV, 25, 26), habe ich bereits berichtet. Webb und Berthelots Angaben bedürfen der Nachprüfung. Man kann ebensowohl annehmen, daß sich ein vom Mantelrand abgesondertes Epiphragma nachträglich mit dem Fußrücken verbunden hat, als daß schon die erste Abscheidung von diesem selbst ausging, denn die verschiedenen Körperstellen vermögen ursprünglich nicht nur Schleim, sondern Kalk selbst in sehr derber Form abzuscheiden. Das bleibende Operculum von *Amphibola* ist ebenso aufzufassen. Dabei ist zu bedenken, daß der Mantelrand im hinteren Umfange sich oft verschmälert und schwindet, so daß er unmittelbar in den Fußrücken übergeht. Die Abscheidung vom Mantelrand aus steht daher der vom Fußrücken aus keineswegs prinzipiell gegenüber. Auffallend genug ist es jedenfalls, daß wir auf dem Lande (vom larvalen *Veliger*, der vereinzelt vorkommt, abgesehen) den ersten Anlauf, als freilebende Schnecke ein echtes Operculum zu tragen, bei der *Parmacella* finden, der wir auch die primitivste bleibende Schale zuzuerkennen hatten (s. o.).

Ganz neuerdings erhielt ich junge Parmacellen vom Kaukasus. Das jüngste Stück hat ein Schwanzende, das nicht gekielt ist, wie bei den erwachsenen, sondern abgeplattet, als wenn es ein Operculum getragen hätte.

c) Das Clausilium. Das Verschlußstück der Clausilien ist wohl weiter nichts als ein kalkiges Epiphragma, das erst beim Auswachsen des

Fig. 35.



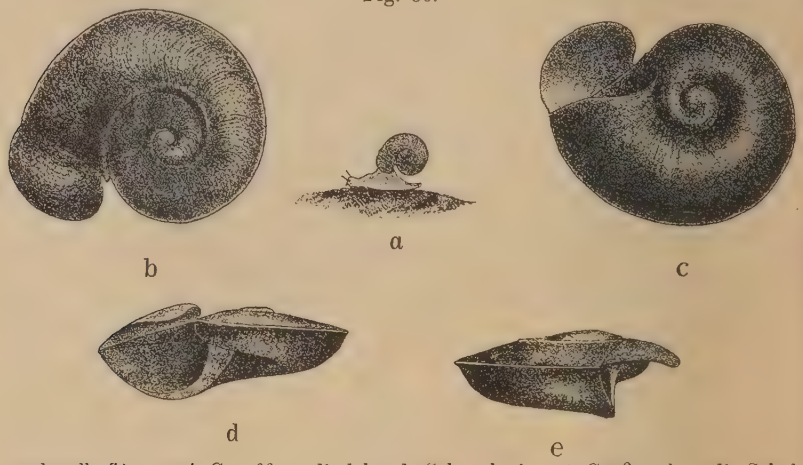
Clausilium von *a Clausilia Küsteri. b Cl. tridens. c Cl. Parreyssi. d—f Cl. Beckii. d—f* stärker vergr. *a—c* nach P. Fischer. *d—f* nach Pilsbry

Tieres gebildet wird und seine eigenartige Form der verwickelten Mündungsarmatur verdankt. Sie bringt es auch mit sich, daß die Endplatte bald ganzrandig ist, bald einen, bald zwei Ausschnitte zeigt. Der elastische Stiel sitzt zwischen zwei Falten der Spindel, mit der sein Ende verschmilzt; der Erweiterung und Biegung der Falten entspricht die Platte. Beim Rückzug des Tieres liegt die Platte quer vor der Mündung, wie jedes Epiphragma, beim Herauskriechen legt sie sich zwischen die Spindelfalte zurück, um beim nächsten Rückzug wieder vorzuschnellen. — Merkwürdig ist die Komplikation, welche Pilsbry neulich an der ostasiatisch-insularen *Clausilia Becki* auffand: hier trägt die Außenfläche des Clausiliums einen gekrümmten Haken (Textfig. 35).

Noch fehlt es am Nachweis, welcher Körperteil eigentlich das Clausilium erzeugt. Daß es den Jugendformen fehlt, ist selbstverständlich, denn ihnen mangelt die Mündungsarmatur. Der Umstand, daß man bisher kein unvollendetes Clausilium kennt, sondern stets nur das fertige, spricht durchaus für den gleichen Bildungsmodus, nach welchem das Epiphragma entsteht. Beide, Clausilium und Epiphragma, sind entweder ganz da oder gar nicht.

d) Das Verschlußstück von *Thyrophorella*. Die sonderbare Einrichtung beruht auf der Abgliederung des Peristoms. *Thyrophorella* ist nach Girard eine flach gedrückte Stenogyride mit scharfem Schalenkiel. Er hat es mit sich gebracht, daß die obere oder äußere Hälfte der Schale weiter hinaus verlängert wird als die untere. Diese Verlängerung wird

Fig. 36.



Tyrophorella Thomensis Gruff. *a* die lebende Schnecke in nat. Größe. *b—e* die Schale, *b* von oben, *c* von unten, *d*, *e* von der Seite. Nach Girard.

nun einfach geknickt und heruntergeklappt, so daß sie den Verschluß bildet (Textfig. 36). Der Zusammenhang geschieht durch das Periostracum. Girard meint, die Elastizität der Verbindungsstelle bewirke das Zuklappen. Vermutlich handelt es sich um eine andere Vorrichtung. Wahrscheinlich erwirbt der Rand des oberen Mantelumfanges eine Haftstelle an dem als Deckel dienenden Schalenvorsprung, wie eine solche vorhin ganz ähnlich für das Peristom von *Parmarion* angegeben wurde (s. o.). Der Verschluß würde also durch den am Klappdeckel befestigten Mantel bewirkt werden.

5. Die Skulptur des Integuments.

Die basommatophoren Wasserlungenschnecken haben eine einfach glatte Haut. Auf dem Lande erhält sie durch Furchen und Runzeln Relief. Die systematisch tiefgreifende Furchung der Sohle wurde oben erörtert. Der übrige Körper erhält verschiedene Hauptrinnen, von denen solche zweiten, dritten Grades usf. ausstrahlen. Man kann wohl einige Gesetzmäßigkeiten

in dieser Runzelung erkennen. Je kleiner die Art und je feuchter ihr Aufenthalt, desto mehr beschränkt sich die Runzelung auf die Hauptfurchen, und umgekehrt. Es scheint also außer der Abhängigkeit von dem Wassergehalt der Umgebung noch eine gewisse absolute Größenbeziehung zwischen der einzelnen Runzel und den dazugehörigen Furchen zu bestehen, die etwa auf der Capillarattraction der Haut beruhen möchte; dazu kommt freilich, wie immer, der specifische Faktor der systematischen Unterschiede. Die Nacktschnecken zeigen vielfach Sondererwerbungen.

Die Hauptfurchen sind folgende (Textfig. 37):

a) Die doppelte Nackenrinne läuft auf der Medianlinie des Rückens vom Mantel zum Kopf; hier verschwindet sie, indem die beiden Furchen in die feineren Furchen der Kopfhaut übergehen. Beide Rinnen können zu einer verschmelzen.

b) Die Genitalrinnen entspringen am Mantel nach außen von den vorigen und ziehen symmetrisch zum vorderen Sohlenende, wo sie in die Fußrinne übertreten. Die Geschlechtsöffnung, mindestens der männliche Porus, liegt bei rechtsgewundenen Tieren in der rechten Rinne, meist am Vorderrande, bei linksgewundenen in der linken. Denn die Genitalöffnung ist die einzige, die niemals in die Mittellinie rückt. Wenn die Öffnung sich weiter nach rückwärts verlagert, so gleitet sie an der Rinne entlang, allerdings, bei *Anadenus* z. B., ein klein wenig unterhalb; doch scheint ein innerer phylogenetischer Zusammenhang zwischen Porus und Furche zu bestehen. Er leuchtet um so mehr ein, wenn im Ausnahmefall auch auf der Körperseite ein antimerer Penis gebildet ist, der sich genau so an die Rinne hält.

Fig. 37.

Hautskulptur einer *Testacella*, in einer Ebene ausgebreitet. *nr* Nackenfurchen. *gr* Genitalfurchen. *fr* Pedalfurchen. Nach Simroth.

Bei Vaginuliden und Basommatophoren fehlt im allgemeinen die Genitalrinne auch da, wo beide Geschlechtsöffnungen auseinanderrücken. In diesen Gruppen allein aber haben wir auch, wie bei so vielen Vorder- und Hinterkiemern, eine einseitige Genitalrinne im strengen Sinne, als Verbindungsfurche zwischen den Geschlechtsporen, bei den Auriculiden nämlich (Textfig. 1, I) und den Oncidiiden (VII, 13). Bei letzteren läuft sie, der Lage der Genitalporen entsprechend, parallel neben dem Sohlenrande hin, darf aber nicht mit der Fußrinne verwechselt werden.

c) Die Pedal- oder Fußrinne („Parapedalrinne" Pilsbry) beginnt vorn in der Spalte der Fußdrüse und zieht um den ganzen Körper herum, rings einen schmalen Fußrand, eine Sohlenleiste, abgrenzend. Die Leiste verbreitert sich am Hinterende; ihr gehört die Schwanzdrüse an. Wo die Schwanzdrüse sich zur Furche vertieft, da pflegt die Fußrinne jederseits doppelt zu sein; die zweite läuft parallel zur ersten in geringem Abstande,

hinten aber verbreitert sie sich ebenso und steigt an den Seiten der Drüsenöffnung auf den Fußrücken hinauf.

Von diesen Hauptfurchen läuft nun ein Netz feinerer Rinnen aus, das die Fläche des Integuments in polygonale Felder, Runzeln oder Papillen teilt. Am Kopf werden sie feiner und feiner nach der Fühlerspitze zu, die endlich einen glatten Knopf hat. Um den Außenmund steht eine Reihe von Papillen im Bogen. Von den Genitalfurchen ziehen parallele Rinnen nach der Pedalfurche, durch Querfurchen ebenso verbunden. Vom Mantel strahlen sie immer weiter nach unten auseinander, bis sie endlich auf dem Fußrücken wagerecht oder bei vorhandenem Kiel diesem parallel nach hinten ziehen. Hier herrscht überall dasselbe Prinzip; eine Abänderung liegt nur in der Größe, Form und Wölbung der einzelnen Runzeln, die unter Umständen von letzten Rinnen weiter durchfurcht werden, die blind auslaufen, ohne mit anderen sich zum Netz zu verbinden. Bisweilen läßt sich eine unmittelbare Beziehung zwischen der Größe der Runzeln und den Furchen feststellen, ein absolutes Maß ohne Rücksicht auf die Artmerkmale. Eine junge *Trigonochlamys* hat ungeteilte Runzeln zwischen den Furchen (IV, 16), bei einem größeren Individuum derselben Species dagegen dringen neue, feinere Furchen in die Runzeln ein (IV, 17), so daß auf jede Furche ein gleiches Runzelfeld kommt. Ungefurcht bleiben bei größeren Formen außer den Fühlerknöpfen die Unterseite der Lippentaster und der Mantelrand.

Die Bemerkung dürfte zutreffen, daß Landschnecken mit starker Hautrunzelung auch eine starke Schale und, sofern es gesondert vorhanden, ein derbes Periostracum haben, während umgekehrt dünne, glatte Schalen mit glatter Haut Hand in Hand gehen. Beide, Haut und Schale, stehen unter derselben korrelativen Abhängigkeit vom Klima des Wohnortes.

Testacellen zeigen ein sehr regelmäßiges Furchennetz, wo sich selbst zwischen die Nackenrinnen noch eine sekundäre einschaltet. Und doch ist die Haut bis ins Epithel hinein so muskulös, daß sie sich vollkommen auszuglätten und alle Rinnen zu verwischen vermag.

Die Nacktschnecken bieten überhaupt mancherlei Abweichung. Bei unseren großen *Limax* und *Arion* z. B. werden namentlich die Rückenrunzeln lang und scharf gekielt, während Ackerschnecken, Amalien u. a. die Rinnen in eine ebene Fläche einschneiden, wie *Testacella*. Die Oberseite des Mantels ist bald glatt oder feinkörnig, wie etwa bei *Amalia* und *Arion*, bald polygonal dicht gerunzelt, wie bei manchen Urocycliden, bald zeigt sie, wie bei den großen *Limax*, ein oder auch hintereinander zwei Systeme feiner konzentrischer Furchen, die mit der Muskelanordnung zusammenhängen. Manche Trichotoxonarten tragen auch auf dem Mantel gekielte Runzeln, die vom Hinterende nach vorn auseinanderstrahlen. Bei kleinen Formen aus der Parmarion- und Helicariongruppe werden die Runzeln an den Seiten des Schwanzes scharf rhombisch umschrieben, so daß er aussieht, als trüge er die Schuppen eines Ganoidfisches.

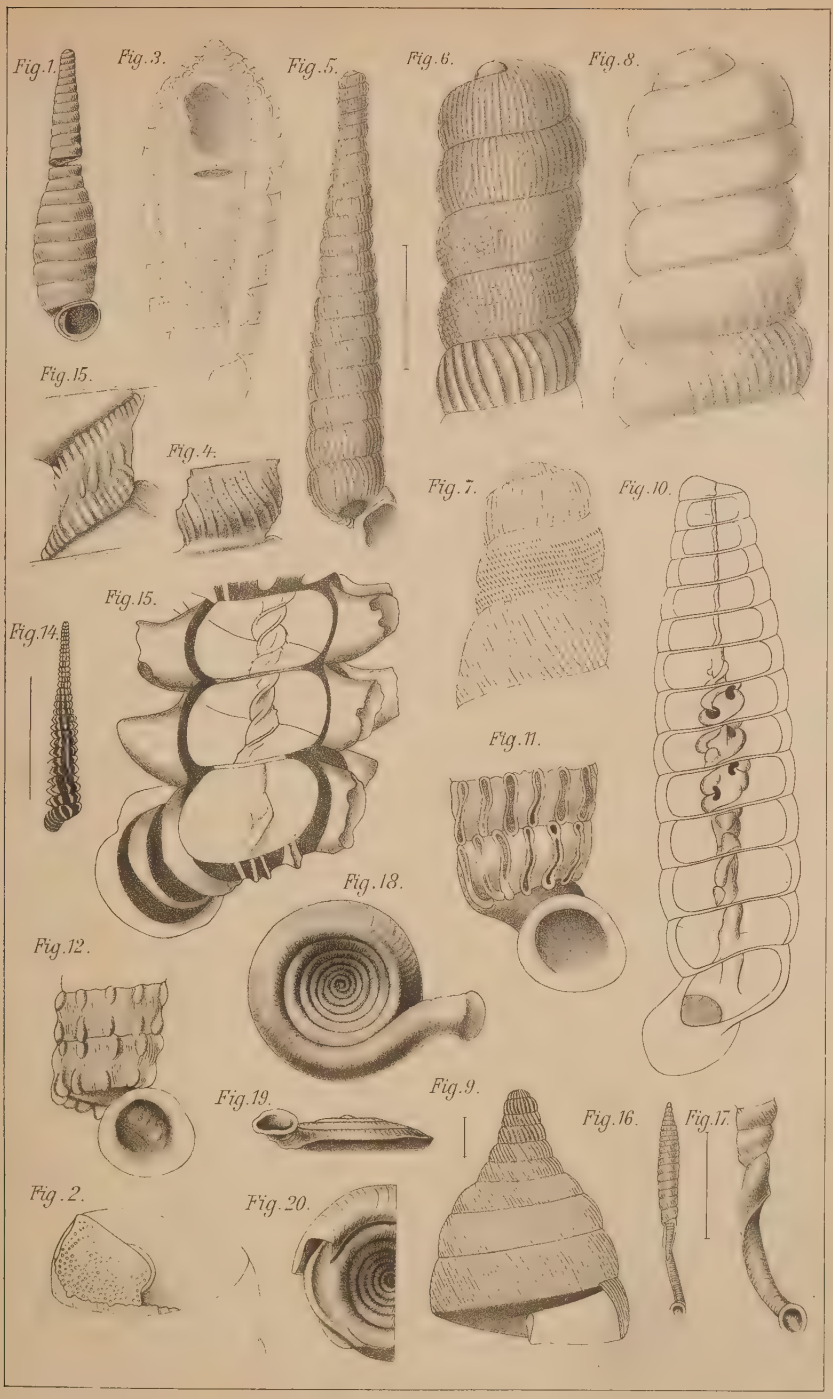
Erklärung von Tafel I.

Stylommatophora: Gestreckte Schalen.

Fig.

1. *Anisospira Strebeli* Dall, decolliert. Die abgeworfene Spitze ist angefügt.
2. *Eucalodium mexicanum* Pfr. Decolliertes Gehäuse. Septum.
3. *Holospira Elisabethae* Pilsbry. Die Schale ist parallel zur Spindel angeschliffen. Man sieht in die Windungen und in den Spindelhohlraum.
4. *Coelocentrum turris* Pfr. Spindel aus einem Umgange.
5, 6. *Coelocentrum eisenianum* Pils. Schale und Apex.
7. Apex von *Berendtia Taylori* Pfr.
8. Apex von *Epirobia polygyra* Pfr.
9. *Urocoptis brevis* Pfr.
10. *Urocoptis uncata* Gundl. Die Schale ist geöffnet und zeigt die Spindel.
11. Die letzten Umgänge derselben Schale.
12. *Urocoptis fastigiata* Gundl. Die letzten Umgänge.
13. Spindelstück derselben.
14. *Urocoptis Ellioti* Poey.
15. Die letzten Umgänge derselben, angeschliffen.
16. *Brachypodella brooksiana* Gundl.
17. Endstück derselben, stärker vergrößert.
18, 19, 20. *Hendersoniella* Dall.
18. Die Schale von unten.
19. Dieselbe von der Seite.
20. Die halbe Schale, z. T. geöffnet, um die Spindelfalte zu zeigen.

Fig. 1 nach Dall. 2, 3, 5—17 nach Pilsbry. 4 nach Strebel.
18—20 nach Bartsch.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel II.

Stylommatophora: Habitusbilder. Schale. Schalenstrukturen. Mündungsarmatur. Apex.

Fig.

1. *Helicostyla (Calocochlea) festiva* Don.
2. *Anostoma globulosa* Lam.
3. *Helix (Iberus) gualteriana* Linn.
4. *Helix (Obba) mamilla* Fér.
5. *Patula turricula* Jacquinot, vergr.
6. *Ptychodon urewaraensis* Sut. Vergr. 10 : 1.
7. *Thysanota hispida* Sykes, vergr.
8. *Cathaica ochthephiloides* Schalfejew, vergr.
9. *Plectopylis achatina* Gray. Mündungsarmatur.
10, 11. *Trochozonites hystrix* d'Ailly, natürl. Gr. und vergr.
12. *Pseudachatina Martensi* d'Ailly.
13. Dieselbe, jüngeres Exemplar, von unten.
14. *Pseudachatina Dennisoni* Pfr. Apex. Vergr. 3 : 1.
15. *Bulimulus nesioticus* Dall, vergr.
16. *Bulimulus Simrothi* Reibisch, vergr.
17. *Hypselostoma tubiferum* Benson.
18. *Gibbus pasmaianus* Petit.
19, 20. *Gibbus grateloupianus* Pfr., von der Seite und von unten.
21. *Gibbus lyonettianus* Pallas.
22. *Streptaxis deflexus* Souleyet.
23—25. *Ennea (Diaphora) eutrachela* v. Möll., nat. Gr. und vergr.
26. *Ennea conospira* v. Mart., vergr.
27. Apex derselben.
28, 29. *Ennea (Acanthennea) erinaceus* v. Mart. u. Wiegm., vergr.

Fig. 1 nach Semper. 2—4, 17 nach Tryon. 5, 9, 18—22 nach Pilsbry. 6 nach Suter. 7 nach Sykes. 8, 23—25 nach von Möllendorff. 10—14, 26, 27 nach d'Ailly. 15, 16 nach Dall. 28, 29 nach von Martens und Wiegmann.

C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A Funke Leipzig

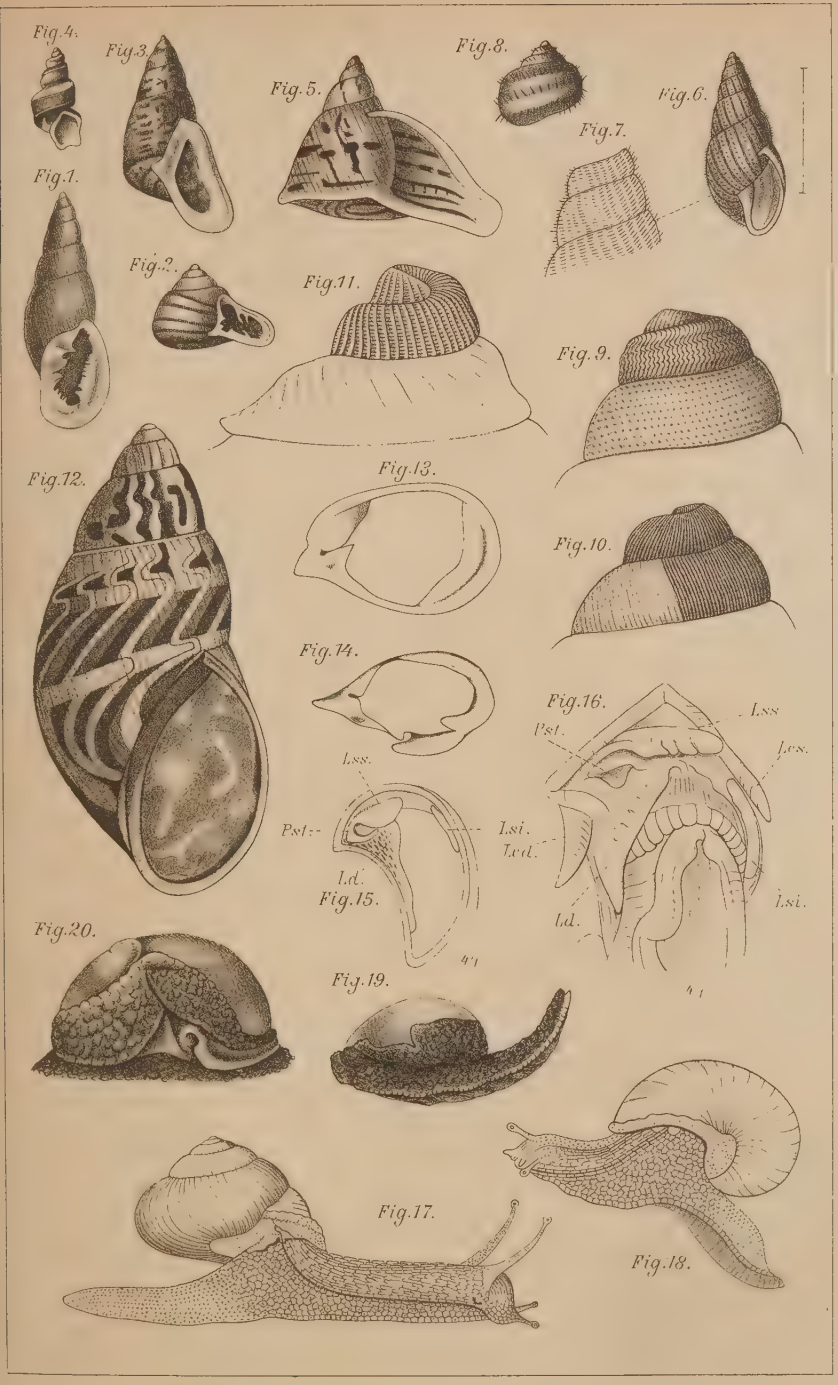
Erklärung von Tafel III.

Stylommatophora: Schale. Mündungsarmatur. Apex. Mantel. Habitusbilder.

Fig.

1. *Odontostomus pantagruelianus* Mor.
2. *Tomigerus principalis* Sow.
3. *Bulimus (Otostomus) auris leporis* Brug.
4. *Bulimus (Bostryx) solutus* Troschel.
5. *Drymaeus lateralis* Mke.
6. *Bulimulus trichodes* Orb.
7. Teil der Spira, vergr., um die Stellung der Haare zu zeigen.
8. *Bulimulus longiseta* Moric.
9. Apex von *Bulimulus pubescens* Moric.
10. Apex von *Bulimulus scobinatus* Wood.
11. Apex von *Neopetraeus binneyanus* Pfr.
12. *Orthalicus (Metorthalicus) Kelletti* var. *Fungairinoi* Hid. Die Farben sind Ockergelb, Purpur und Grün, letzteres nur am letzten Umgang.
13. Mantelrand von *Bulimulus sulfureus.*
14. Mantelrand von *Bulimulus Knorri.*
15. Mantelrand von *Everettia Möllendorffi* Kob.
16. Mantelrand und Vorderende von *Hemiplecta densa* Ad. et Reeve.
    Für Fig. 15 und 16 bedeutet: *Lcd* rechter Schalenlappen. *Lcs* linker Schalenlappen. *Ld* Rechter Nackenlappen. *Lsi* hinterer, *Lss* vorderer linker Nackenlappen. *Pst* Pneumostom.
17. *Thersites gulosa* Gld., von rechts.
18. Dieselbe Schnecke, von links.
19. *Xanthonyx cordovanus* Pfr., von links.
20. Der Mantel derselben Schnecke, von rechts, vergr.

Fig. 1—4 nach Tryon. 5—12, 17, 18 nach Pilsbry. 13, 14, 19, 20 nach Strebel. 15, 16 nach Wiegmann.



C.F.Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. F. A. Funke Leipzig

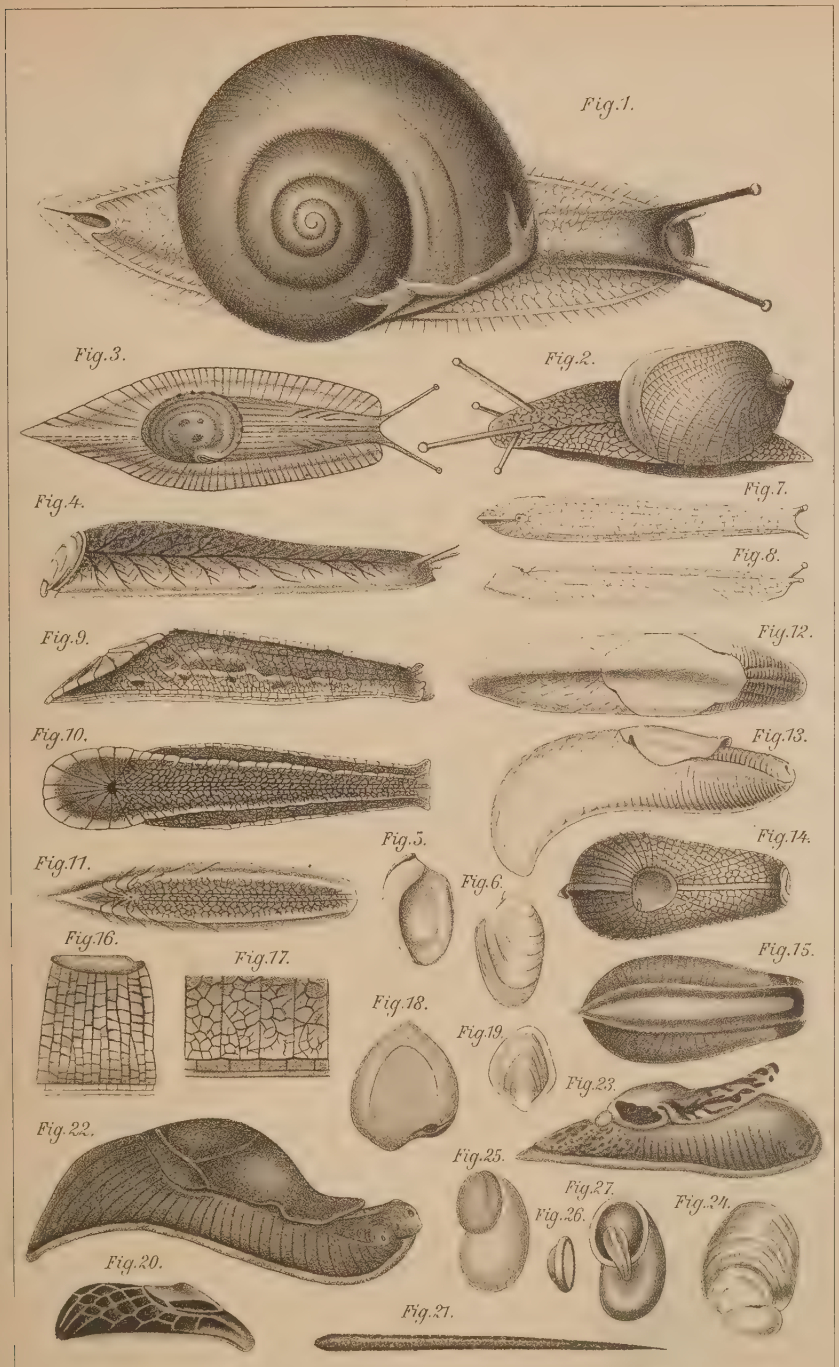
Erklärung von Tafel IV.

Stylommatophora: Habitusbilder. Schale. Hautskulptur. Operculum.

Fig.

1. *Xesta mindanaensis* Semper
2. *Amphibulima patula* Brug.
3. *Peltella palliolum* Fér.
4. *Testacella Maugei.*
5. *Testacella haliotidea.* Schale von unten.
6. Dieselbe. Schale von oben.
7. *Selenochlamys pallida* Böttg., von rechts, vergr.
8. Dieselbe, von oben.
9. *Apera (Chlamydophorus) natalensis* Coll., von rechts.
10. Dieselbe, von oben.
11. *Apera Burnupi* E. A. Smith, von oben.
12. *Pseudomilax*, von oben, vergr.
13. Derselbe, von rechts.
14. *Trigonochlamys minor* Srth., von oben. Vergr. 2 : 1.
15. Dieselbe, von unten.
16. *Trigonochlamys Böttgeri* Retowski. Mantel und rechte Körperseite eines jungen Tieres.
17. Dieselbe. Hautskulptur eines erwachsenen Tieres.
18. *Trigonochlamys imitatrix* Böttg. Mantel. Vergr. 2 : 1.
19. *Trigonochlamys minor* Srth. Schale. Vergr. 2 : 1.
20. *Plutonia atlantica* Mor., von rechts.
21. Dieselbe. Sohle von unten.
22. *Parmacella Korschinskii* Srth., von rechts. Vergr. 3 : 2.
23. *Parmacella persica* Srth., von rechts. Vergr. 2 : 1.
24. *Parmacella Olivieri* Cuv. Schale. Vergr. 2 : 1.
25. *Parmacella ambigua* Orb. Junges Tier mit Deckel.
26. Dieselbe. Das Operculum für sich.
27. Dieselbe nach Verlust des Operculums.

Fig. 1 nach Semper. 2, 3 nach Pilsbry. 4, 5, 6 nach Taylor. 7, 8, 12—24 nach Simroth. 9—11 nach Collinge. 25—27 nach Webb und Berthelot.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

th. Anst. v. E.A Funke Leipzig

Bei den Janelliden haben wir eine gröbere Furchung als bei den übrigen (VI, 13—15). Die mediane Furche, welche das Notum halbiert und der rechts das Mantelfeld anliegt, geht als einfache Nackenfurche nach vorn und teilt sich hinter den Tentakeln in jene beiden divergierenden Furchen, durch welche Plate das Kopfschild begrenzt (s. o.). Doch ist es ebenso angängig, diese beiden Furchen als Genitalfurchen zu nehmen, denn die rechte führt in der Tat zur Geschlechtsöffnung; und da bei *Aneitella* die Furchen gleich getrennt vom Manteldreieck kommen, so mag diese Auffassung die richtigere sein. Dann hat man die Nackenfurche als fehlend zu bezeichnen. Von der medianen Rückenfurche und den Genitalfurchen aus strahlen sekundäre Furchen annähernd parallel schräg nach hinten aus. Wo ein Hyponotum durch ein Perinotum abgesetzt ist, gehen sie auf jenes über; ja sie durchsetzen die Seitenfelder der Sohle und machen erst an der locomotorischen Mittelsohle halt. Wenn sich nicht manche der Furchen auf dem Rücken gleich an ihrem Beginn oder später gabelten, dann könnte man von Metamerie oder, wie ich schrieb, von Pseudometamerie reden. Diese metamere Anordnung wird noch deutlicher durch die weitere Gliederung. Die metameren Felder werden nicht durch Querfurchen in kleinere Felder geteilt, sondern jedes Feld hat — gleichgiltig ob es durch weitere Furchengabelung in zwei geteilt ist oder nicht — eine Reihe derbumrandeter Drüsenöffnungen aufzuweisen.

Hautskulptur der Soleoliferen.

Unter den Soleoliferen haben die Vaginuliden und Atopiden im allgemeinen ein glattes Notum und Hyponotum; das Notum wird höchstens papillös durch die Öffnungen zahlreicher Hautdrüsen, die namentlich gegen das Perinotum zu schärfer hervortreten. Bei den Oncidiiden wird das Notum meist drüsig papillös mit wechselnder, aber zunehmender Größe der Papillen, welche teils Drüsen, teils Rückenaugen tragen; nicht selten hebt sich eine centrale Papille durch Struktur und Größe als Scheitelpapille heraus (VII, 11). Die Haut zwischen den Papillen kann sich in Büscheln dünner Fäden erheben und adaptive Kiemen bilden. Bei *Oncidiella* u. a. endlich sieht man am Perinotum einen Kranz von Giftdrüsen hervortreten.

Kiel. Mantelrinne. Leisten.

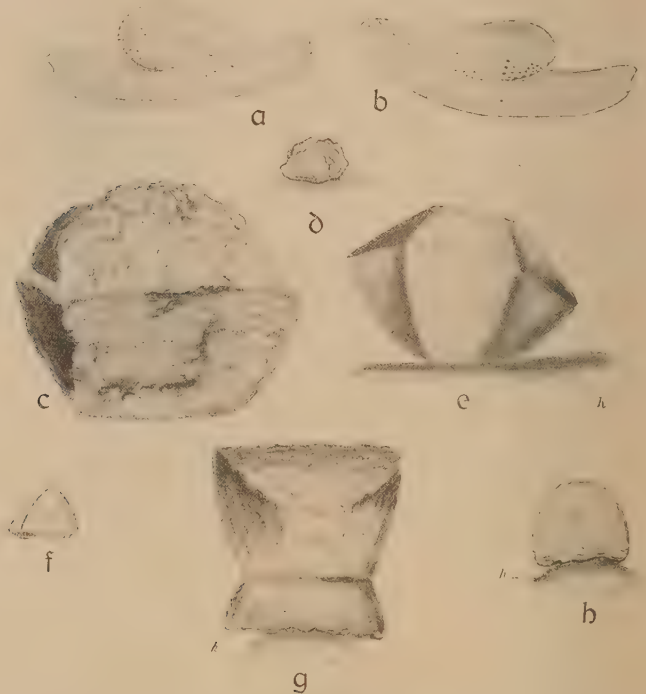
Der Kiel auf dem Schwanzrücken, der sich bisweilen in Zacken zuschärft, wurde oben erwähnt, ebenso die Mantelrinne mancher Nacktschnecken und die Mantelleiste einiger Halbnacktschnecken. Sie kommt nicht nur bei der *Parmarion*-Gruppe vor, sondern auch bei einigen Vitriniden, Testacelliden und Urocycliden. Unter diesen haben wir eine ähnliche Leiste bisweilen an den Seiten des Schwanzes, annähernd parallel zum Sohlenrande in mittlerer Höhe. Bei *Apera* (IV, 9—11) finden wir, indes nicht immer, eine Kante, welche am Hinterende ein Rückenfeld abgrenzt, vermutlich die Lunge.

Der Kiel ist meist weniger muskulös als das übrige Integument, daher er sich bei dessen Kontraktion in Schlangenwindungen zusammenschiebt.

Dermocalcite.

Schließlich mag noch unter den Halbnacktschnecken der sonderbaren Rauhigkeiten gedacht werden, welche bei einer *Parmacochlea* hauptsächlich am Mantel, aber auch an den Seiten des Körpers vorkommen (Textfig. 38 *a, b*).

Fig. 38.



Parmacochlea Smithi Srth. *a* von rechts, *b* von links, zeigt die Lage der Dermocalcite. *c, d, e* Dermocalcite vom Mantel. *f, g, h* von der Haut. Nach Simroth.

Sie haben sich als Kalkkörner oder Dermocalcite herausgestellt, die in Kristallen auftreten. Man findet Tetraeder, abgestumpfte sechsseitige Doppelpyramiden (*e*) u. dgl., die dem Integument fest aufgewachsen sind. Ich habe unterlassen, mit Anwendung polarisierten Lichtes zu prüfen, ob alle diese Formen hexagonal und somit Calcit sind, oder ob auch Aragonit darunter vorkommt. Auf die Bedeutung für die Theorie der Absonderungen kommen wir zurück (s. u.).

6. Die Färbung und Zeichnung der Pulmonaten.

Die Basommatophoren sind im allgemeinen einfach gefärbt, schwärzlich oder selten weißlich, wobei albine Formen unter den dunklen Arten auftreten.

Dieselbe Einfarbigkeit weist ihre meist pigmentarme Schale auf. Nur gelegentlich zeigt die Limnäenschale Spuren von Längsbändern. Querbänderung, in der Richtung der Zuwachsstreifen, beruht wohl nur auf der individuellen Schwäche des Mantelrandes, den Kalk nicht kontinuierlich, sondern bloß intermittierend abzuscheiden, wie wir ähnliche Erscheinungen gelegentlich u. a. bei unserem *Buliminus* (*Zebrina*) *radiatus* finden. Hier lagern sich durchscheinende Querstreifen der sonst weißen Schale ein.

Auf dem Lande finden wir eine Fülle von Farben und Zeichnungen; dabei geht, was zunächst sonderbar anmutet, die Zeichnung der Schale der vieler Nacktschnecken parallel.

Gelbliche, auch fleischfarbene, durch beigemengtes Schwarz „fleischgraue", selbst grünliche Töne, die ebensooft ins Rötliche oder Bräunliche übergehen, überziehen den Körper zumeist in harmonischer, verwaschener Abschattierung. Der Kopf ist etwas dunkler, die Fühler wieder nach der Spitze zu heller. Die bedeckten Stellen an den Seiten des Mantels bleiben blaß, ebenso die Sohle. Bei *Ennea*-Arten wird die Grundfarbe oft orange. Vitrinen und Hyalinen im Feuchten haben schwärzliche, im Süden rotbraune Grundfarbe; sie kann in Blauschwarz übergehen. Bei den Testacellen herrscht Braun vor, bei den Daudebardien Schwarzblau oder Farblosigkeit. Die kleinen *Vertigo*-Arten, wiewohl in ähnlich feuchter Umgebung, bleiben blaß. Die Sohle kann dieselben Farben zeigen wie die Oberseite oder blaß sein, bei den Aulacopoden bleibt oft nur das Mittelfeld blaß, bei anderen die ganze Sohle, bei wieder anderen wird sie durchweg dunkel, bei manchen Daudebardien hat das blasse Mittelfeld vorn einen dunkeln Querrand.

Bei den Nacktschnecken herrschen dieselben Gesetze, oft aber besonders grelle Farben, bei *Limacopsis* grüne und blaue Töne, bei andern grelles Rot und Gelb. Der Nacken unter der Mantelkappe bleibt in der Regel, der mangelnden Beleuchtung zufolge, blaß, doch hat *Agriolimax melanocephalus* gerade hier tiefes Schwarz. Die Ackerschnecken haben oft das dunklere Pigment zu einer gestrichelten und geflammten Zeichnung gruppiert, die vielfach den Rinnen folgt.

Ähnlich verhält sich die Schale. Sie verdankt oft ihr düsteres Aussehen lediglich dem Periostracum. Dazu treten ähnliche Strich- und Flammenzeichnungen, wie bei den Ackerschnecken u. a. in der nackten Haut des Mantels und der Körperseiten, z. B. bei *Helix aspersa* oder bei *Orthalicus* (III, 12). Oft ist das Peristom dunkel, oft die ganze Innenseite der sonst weißen Schale. Die mancherlei Flecke in der Haut des Intestinalsacks sind meist ohne Beziehung zur Schalenfärbung. Die Schale kann hyalin und farblos sein, rein weiß, mit gelblichem, bräunlichem auch grünem Schein, bis sich endlich die Grundfärbung zu grellem Rot und Gelb steigert. Blau scheint hier ausgeschlossen.

Alles das betrifft die Grundfärbung. Zu ihr gesellen sich aber noch in zahlreichen Fällen bestimmte Bänder, bisweilen eins, das bald in einer

dunklen Linie besteht, bald hell gerandet ist. Statt des einen kommen meist fünf vor, glatt fortlaufend oder unterbrochen. Verschmelzungen und Steigerung auf sechs, durch Spaltung eines Bandes, finden bei der Diskussion der Variations- und Vererbungsgesetze vielfache Verwendung. Das Auffällige ist nun, daß wir bei den Nacktschnecken ganz dieselben Bindenzeichnungen in der Haut selbst finden, an den Seiten des Leibes so gut, wie auf dem Mantelschild. Und hier läßt sich die Entstehung verfolgen. Wir erhalten zunächst auf jeder Seite des Leibes bei den Limaciden und Arioniden eine dunkle Binde, ebenso auf dem Mantel. Sie wird, indem sich das Pigment immer schärfer auf diese Linien konzentriert, von helleren Linien eingefaßt. Dadurch wird das Pigment auch lateral und medial in eine solche Linie geordnet, und wir erhalten jederseits drei Binden (VI, 23, 24). Wäre nicht der trennende Rückenkiel, so würden die mittleren Binden in eine verschmelzen, und wir hätten die gleiche Zahl wie in der Schale der Heliciden. Das zeigt sich auf dem Mantelschild, wo in der Tat ein einheitliches dunkles Mittelfeld bleibt, also die Fünfzahl zustande kommt, wenn auch selten in voller Schärfe. Die Parallele zwischen der Zeichnung der Schale und der Nacktschnecken wird noch klarer dadurch, daß innerhalb der gebänderten Arten bei beiden Bänderlosigkeit und Einfarbigkeit vorkommt. *Philomycus* hat eine Art mit scharfen schwarzen Binden auf dem großen Mantel, die anderen Species haben höchstens eine helle Mittellinie und verschwommene braune Bänderung, meist nur geflammte Flecken, oder sie sind einfarbig.

Wenn also überhaupt ein durchgreifendes Zeichnungsgesetz für die Haut und die Schale der Pulmonaten sich aufstellen läßt, dann kann es nur besagen, daß die Zeichnung, insoweit sie überhaupt festere Bahnen einschlägt, auf die Bildung von dunklen Längsbinden hinausläuft.

Unter den Soleoliferen haben die Vaginuliden fast immer einen hellen Mittelstreifen auf dem Rücken. Er entspricht der Nahtlinie, in welcher die vordringenden Mantelränder auf dem Notum zusammentreffen. *Atopos* geht von Längsbänderung zu Kreuzstreifung über (VII, 1—4). Die Oncidien bekommen vielleicht von allen Pulmonaten die unregelmäßigste Zeichnung.

Im einzelnen lassen sich noch viele Besonderheiten verfolgen. So werden nicht selten die Nackenlinien, unter denen die Fühlermuskel hin- und hergleiten, hell oder dunkel aus der Umgebung abgehoben. Der Rückenkiel kann sich ebenso in den beiden Gegensätzen der Färbung bemerklich machen. Zu seinen Seiten kann Dunkelung eintreten, welche eine Art Längsbinde ergibt, die sich aber nur auf das Hinterende beschränkt. Solche Anfänge kommen auch ohne Kiel vor, bei Succineen z. B. Die Gruppierung von Pigment um größere Drüsenöffnungen (bei Janelliden z. B.), auf bestimmten Runzeln, in scharfen Radiärlinien, z. B. auf der Sohlenleiste, an der Mantelrinne der Amalien, läßt alle diese Einzelheiten schärfer hervortreten und hat oft erst die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt.

II. Das Integument.

Wie bei den Vorderkiemern besteht das Integument im allgemeinen aus einem einschichtigen Epithel. Daran schließt sich als Cutis Muskulatur und Bindegewebe. Das Epithel entbehrt oft der Cuticularsubstanzen, dafür ist es reich an Drüsenzellen, zu denen sich bei einigen Gruppen schärfer umschriebene mehr- oder vielzellige Drüsen gesellen. Die einzelligen Drüsen, sehr verschiedenartiger Natur, senken sich fast immer in die Cutis ein, und dabei entsteht der absonderliche Fall, daß es sich häufig nicht ausmachen läßt, ob die Drüse aus einer eingesenkten Epithelzelle entstanden ist, oder ob es sich um den Durchbruch mesodermaler Elemente nach außen handelt. Die Drüsen sondern teils Kalk, teils Pigment, teils Schleim ab, letzteren in sehr verschiedener Form. Und da sich in speziellen Fällen noch eigenartige Wehrdrüsen dazu gesellen, so entsteht ein ganz besonderer Reichtum des histologischen Bildes, das wohl nur bei den Turbellarien, zumal bei den Landplanarien, seinesgleichen findet. Dabei sind viele mehrzellige Drüsen, Fuß- und Schwanzdrüse sowie die Drüsenschläuche der Soleoliferen und Janelliden noch gar nicht berücksichtigt.

Man könnte beinahe die Drüsen mit den Bindegewebselementen auf eine Stufe stellen, und es geschieht nur aus Rücksicht auf die gewöhnliche Einteilung der Histologie, daß sie besonders behandelt und ans Epithel angeschlossen werden.

Bei der Besprechung lasse ich zunächst den Mantel namentlich der schalentragenden Formen beiseite, da er bei der Besprechung der Schalenbildung besondere Schilderung verlangt.

a) Das gewöhnliche Epithel.

Die Grundlage der Hautdecke ist ein einschichtiges Cylinderepithel. Verschiedenheiten bestehen in der Höhe und Form der Zellen. Sie sinken nur selten unter die Höhe des kubischen Epithels herab; auf der Sohle pflegen sie höher zu sein. Ebenso sind sie auf den Runzeln höher als in den trennenden Furchen dazwischen, und auch da, wo sich die Papillen zu spitzen Dornen erheben, wie bei *Ilelicarion idae* nach Sarasins, kommt es doch zu keiner weiteren Umbildung (Textfig. 41 *A*). Basalwärts pflegen sie in Füße oder Wurzeln auszulaufen, mit denen sie sich in der Basalmembran und anderen Gewebselementen befestigen. Ausnahmsweise wohl nur fehlen die unteren Ausläufer, und die Zellen schließen unten glatt ab, wie es Plate von *Daudebardia* angibt (s. u.). Außer der Höhe wechselt die Form insofern, als zwar die Zellen mit ihren freien oberen Rändern, soweit nicht andere Elemente, Sinneszellen, Drüsengänge und dergl., sich dazwischenschieben, allseitig aneinander stoßen, als aber durch Verjüngung nach unten Zwischenräume bleiben. So sehr man geneigt sein mag, derartige sanduhrförmige oder spitzkonische Gestalten auf Rechnung

von Reagentien und postmortalen Veränderungen zu setzen, so vorsichtig wird man sein müssen im Urteil. Nalepa zeigte, daß die Intercellularräume des Epithels mit den Bluträumen in Verbindung stehen und sich von diesen aus injizieren lassen, wobei die Injektionsmasse allerdings selten über das basale Drittel zwischen den Zellen vordringt. Die Annahme allerdings, daß die Räume für die Aufnahme und Abgabe von Wasser in Frage kommen, wird man wohl zurückweisen müssen.

Ein anderer Punkt, der noch nicht genügend beachtet und geklärt zu sein scheint, ist die Verbreitung des Wimperepithels. Sicher ist, daß es bei den Basommatophoren des Wassers viel weiter über den Körper reicht, als bei den Stylommatophoren. Die ganze Haut soll wohl bei jenen flimmern, soweit sie nicht von der Schale bedeckt ist. Bei den Landschnecken dagegen beschränken sich die Cilien im allgemeinen auf die Sohle; bei *Arion* aber wimpern auch die seitlichen Körperwände, und für *Bulimus radiatus* und *Helix lapicida* gibt Leydig in Übereinstimmung mit Semper das gleiche an. Dazu fand er noch eine Wimperzone am Rande des Pneumostoms bei einigen *Helix* und bei *Limax arborum*, ja bei letzterem erstreckt sie sich am Rande des Mantels weit nach vorn. Auf der anderen Seite scheint es ihm, daß zwar die Wimperung der Fußdrüse sich auf die Sohle fortsetzt, daß aber auf dieser flimmernde Epithelzellen von nicht flimmernden unterbrochen werden. Auch der Fußrand soll bei Janelliden wimpern.

Die Kerne werden, je nach den Arten, verschieden groß gezeichnet. Bei den von Glamann untersuchten Janelliden füllten sie fast die ganze Zelle aus.

Die Epithelien haben nach Leydig zwar einen äußeren Cuticularsaum, doch von kaum wahrnehmbarer Zartheit; nur am Lippenrande wird die Cuticula stärker. Um so auffallender ist die Angabe von Joyeux-Laffuie, daß bei *Oncidium celticum* das Notum eine Cuticula trägt, welche sich beim Abtöten in Süßwasser ablöst, gewiß kein Zeichen aquatiler Herkunft dieser Soleoliferen, um so weniger, als die europäische Art vielleicht am stärksten ans Wasser gebunden ist. Auch sonst wird eine feine Cuticula wiederholt gemeldet. Am auffallendsten sind die Epithelzellen von *Daudebardia* nach Plate, denn sie führen auf der Außenseite eine doppelte Cuticula, eine dunklere an der freien Fläche und eine zartere, blassere darunter; letztere umhüllt die Zelle auf allen Seiten und heftet die Seitenwände in ganzer Länge an die Nachbarn (IX, 1). Schon die verwandte *Testacella* aber hat nach demselben nur eine zarte äußere Cuticula, und die Zellen verjüngen sich nach unten.

Als untere Cuticula kann wohl auch die Basalmembran gelten, soweit sie nachgewiesen ist unter der Form eines strukturlosen Häutchens, das sich wohl auch in Fasern zerlegte. Sie wird allerdings in den meisten Fällen geleugnet und ist, wo vorhanden, von den Bindegewebselementen kaum zu unterscheiden.

Im allgemeinen sind die Epithelzellen blaß, doch fehlt es nicht an Angaben von Pigmenten darin, gelben, rötlichen und seltener blauen. Allerdings bestreitet Plate die Angabe von Lacaze-Duthiers, daß bei *Testacella* das Pigment auch im Epithel liege. Dunkler Farbstoff scheint nur da in der Oberhaut zu liegen und aus ihr zu stammen, wo er in die Schale abgelagert wird (s. u.).

b) Die einzelligen Drüsen der Haut.

Jede Zelle, die eine Cuticula abscheidet, könnte wohl bereits als Drüsenzelle angesprochen werden. Doch kommt es wohl kaum vor, daß die einzelne Epithelzelle sich so verhält, sondern immer ein zusammenhängendes Feld. Ebenso aber stoßen wir auf ganze Epithelien, die, ohne weiter verändert zu sein, doch als Drüsen gelten müssen, da ihre Oberfläche ein Fluidum, gewissermaßen eine flüssig bleibende Cuticula, erzeugt. Solche drüsige Epithelflächen bilden oft die einzige Auskleidung von eingesenkten Schläuchen; ob sie an der freien Haut vorkommen, ist wohl nicht bekannt und nicht leicht zu entscheiden.

Gewöhnliche Epithelzellen können sich anscheinend nach außen öffnen und zu Becherzellen werden, bei denen sich der Kern mit dem Protoplasma am Boden findet, die Secretionsvacuole aber oben. Es fragt sich, wie weit diese echten Becherzellen die Grundlage abgeben für die Gebilde, die aus tieferen Schichten stammen. Manche Gründe sprechen dafür, daß verschiedene Drüsenelemente durch Einsenkung aus der Oberhaut entstehen. So sieht man zunächst Becherzellen, die als Schleimdrüsen nur wenig unter die Basalfläche des Epithels reichen. Doch machen die letzteren schon mehr Schwierigkeiten, denn man trifft im Bindegewebe der Cutis in unmittelbarer Nachbarschaft der Schleimdrüsen Zellen, die dasselbe histologische Aussehen haben. Da wird man geneigt sein, auch von ihnen zu erwarten, daß sie durch Nachschub von unten her die Schleimdrüsen ersetzen und schließlich an die Oberfläche gelangen. Der Schluß wird wesentlich unterstützt durch Künkels Nachweis, wonach die Quellung einer unter Wasser gehaltenen Landlungenschnecke lediglich auf der Quellung des Schleims beruht. Erst durch sie erhält die Haut einer eingetrockneten Schnecke ihre Geschmeidigkeit und Beweglichkeit zurück; und dieser Umstand deutet allein schon mit hoher Wahrscheinlichkeit auf den Zusammenhang der schleimigen Bindegewebszellen hin. Noch augenfälliger ist es bei den Kalkdrüsen. Sehr viele Stylommatophoren mengen dem Schleim kohlensauren Kalk bei, am stärksten wohl *Agriolimax agrestis*. Da aber zeigen sich die Kalkdrüsen ohne weiteres als ein Teil eines weitverbreiteten bindegewebigen Kalknetzes, das oft an tief im Inneren gelegenen Stellen, an den Blutgefäßen oder in der Wand der Leibeshöhle, sich am stärksten verdichtet. Somit dürfte in den Abscheidungen die schulgemäße Unterscheidung zwischen Ectoderm und Mesoderm kaum haltbar sein, zum mindesten mischen sich mesodermale

Elemente den ectodermalen bei, ja man kann schließlich die Sache umkehren und fragen, ob nicht alle Drüsenzellen samt allem Pigment aus dem Innern stammen. Dann hätte man die einfache Becherzelle sogut wie eine epitheliale Pigmentzelle als eine Cutiszelle anzusehen, die sich in das Niveau der Oberhaut gedrängt hätte. Der Beweis, daß sie dem Ectoderm entstammt, wird schwerer zu führen sein, als der von der mesodermalen Natur der Kalkdrüsen. Boll und Leydig halten die Schleimdrüsen für ectodermal, Flemming rechnet sie zeitweilig dem Bindegewebe zu, ebenso definitiv Plate, Hoyer, Jacobi und früher ich selber. Drüsenzellen epithelialer Herkunft sind sicher und zwar reich am Mantel entwickelt (s. u.).

Und damit einige Einzelheiten.

1. Die Schleimdrüsen.

Sie fehlen unter der Schale und bei den Nacktschnecken am Nacken, soweit er von der Mantelkappe bedeckt wird, d. h. also: sie finden sich an allen freien Körperstellen der Landschnecken. Von den Elementen an, die zwischen den Epithelzellen liegen, bis zu den großen, tief eingesenkten, die man mit freiem Auge erkennt, finden sich alle Übergänge. Enorm werden sie z. B. im Mantel von *Parmacella*. Der Streit, ob sie eine Tunica propria haben, die nach Leydig als ihre eigene Zellwand anzusehen ist, oder ob die Grenzmembran dem Bindegewebe zuzurechnen sei, wird wohl hinfällig, wenn man die Drüsenzellen selbst vom Bindegewebe herleitet, dessen Zellen normalerweise strukturlose Fasern und Membranen abscheiden.

Bei den Janelliden findet Plate und nach ihm seine Schüler zwei verschiedene Elemente heraus, die gewöhnlichen Schleimdrüsen mit grundständigem Kern und vacuolisiertem Cytoplasma und schmälere Schläuche, die in den Kreuzungspunkten des protoplasmatischen Netzes färbbare Körnchen bilden. Die beiden Drüsenarten sind nach den Arten und Körperregionen verschieden verteilt, so daß selbst nur die eine Form vorkommen kann. Es bleibt wohl dahingestellt, ob es sich um verschiedene Entwicklungs- oder Reifestadien handelt.

Leydig unterscheidet mehrere Arten von Schleimzellen, die recht voneinander abweichende Produkte liefern, nämlich:

α) solche, die stiftchen- und wetzsteinartige Körperchen abscheiden, die nicht aus kohlensaurem Kalk bestehen. Sie sollen in die Gruppe der Rhabditen und im weiteren Sinne der Nesselkapseln gehören, wie sie in Übergangsformen bei Würmern vorkommen. Fraglich bleibt, ob hier lediglich die Phylacite Andrés gemeint sind oder phosphorsaurer Kalk (s. u.);*)

β) die, welche den klaren Schleim liefern,

*) Da die neuesten Untersuchungen von Wilhelmi die wetzsteinförmigen Körperchen der Turbellarien für die Schleimbildung in Anspruch nehmen (— sie sollen sich zu Schleim verflüssigen —), so liegt es nahe, ihnen bei den Pulmonaten die gleiche Bedeutung zuzusprechen.

γ) solche, welche eine Art zäher Byssusfäden erzeugen. Sie sind besonders bezeichnend für *Amalia marginata*, und zwar nur für die Körperseiten, nicht für den Mantel. In der Tat zieht sich der zähe Schleim dieses Tieres beim Anfassen in firnisartige Fäden aus, wobei zu bemerken ist, daß es sich um ein spezifisches, auf die Art beschränktes Merkmal handelt; denn andere Arten derselben Gattung, z. B. *A. gagates*, haben klaren, leichtflüssigen Schleim.

Bei *Testacella* unterscheidet Plate zwei Sorten von Schleimdrüsen. Sehr groß sind sie im Mantelschild der Nacktschnecken, besonders bei *Parmacella* und *Limax*, und von letzterem bildet Rolle starke Vacuolenbildung ab.

Für *Oncidiella* macht v. Wissel die Bemerkung, daß die Drüsenzellen ebenso vereinzelt in der Haut liegen, als sie sich zu 4 oder 5 gruppieren können, im Übergang zu den mehrzelligen Drüsen (s. u.) In den Soleolae von *Vaginula Gayi* stehen sie nach Keller ähnlich in dichten Paketen.

Bei Basommatophoren sind die Schleimdrüsen am dichtesten in der Sohle angebracht und drängen sich namentlich nach den vorderen seitlichen Rändern. Umgekehrt bemerkt Beutler, daß bei *Paryphanta* der Sohle alle Drüsen fehlen. In den Soleolae der Vaginuliden trifft man sie in mäßiger Zahl, für die Oncidiiden werden sie ebenso angegeben.

2. Die Kalk- und Farbdrüsen.

Von diesen giebt Leydig die Mehrzelligkeit zu. Doch handelt es sich nicht um eine morphologische Sonderung, wobei verschiedene Zellen sich zu einem einheitlichen Gebilde zusammenfügen, sondern die schmale, unregelmäßige Drüsenzelle kann für sich bleiben und durch das Epithel brechen; sie kann sich ebenso mit anderen mesodermalen Elementen in Verbindung setzen, mit Bindegewebszellen, die als Chromatophoren Pigment oder als Kalkzellen Calciumcarbonat enthalten, und die sich netzförmig aneinander schließen können (IX 2).

Charakteristisch ist das Verhalten dieser Excrete gewöhnlichem Schleim gegenüber. Bei *Limax tenellus* und den meisten *Arion*-Arten wird wohl der Hautschleim stets mit den Pigmenten zusammen entleert, ähnlich der Kalk bei der gemeinen Ackerschnecke. Anders aber bei den Arten der *Limax maximus*-Gruppe, die nur am Südhange der Alpen zur Absonderung des bunten Schleims übergehen. Hier haben wir einen nachträglichen Durchbruch des anfangs rein mesodermalen Pigmentes als Excret. Dem entspricht es, daß zuerst bei schwächeren Reizen nur farbloser und erst bei stärkeren Hautcontractionen auch bunter Schleim entleert wird. Die Schnecke, die man in Alkohol abtötet, ist oberflächlich von blassen und nur unmittelbar am Körper von rotem Schleimgerinnsel bedeckt, und dazu aus dem Leben: die gewöhnliche Kriechspur ist ein blasses Schleimband, rot ist es dagegen, wenn die Copula mit ihrem erhöhten Muskeldruck die stärkste Abscheidung in der Haut veranlaßt.

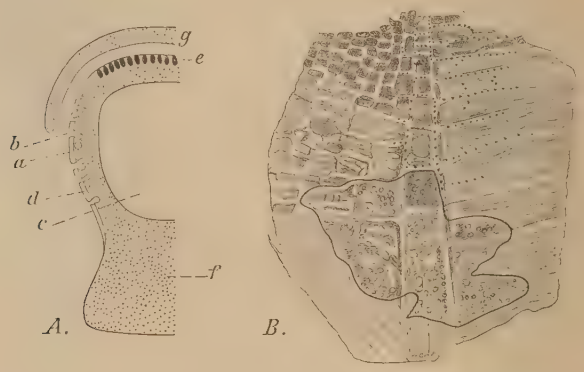
Ob die Dermocalcite der *Parmacochlea* (s. o.) von gewöhnlichen Kalkdrüsen aus erzeugt werden, hat sich leider noch nicht feststellen lassen.

Es dürfte sich um Anhäufungen von solchen handeln, die einen kontinuierlichen Excretstrom liefern. Der könnte dann das regelmäßige Weiterwachsen der Krystalle ermöglichen.

Fraglich bleibt, ob nicht bei exotischen, namentlich tropischen Landschnecken noch andere Excrete gebildet werden, die dem Harn verwandt sind. Doch fehlen darüber genügende Untersuchungen. Vorläufig läßt sich die Sache nur dann unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen, wenn man die einzelligen Hautdrüsen als mesodermale Gebilde betrachtet und ihnen dann die mancherlei Einlagerungen der Cutis zurechnet, gleichgültig ob sie nach außen entleert werden oder nicht (s. u.).

Erwähnt mag werden, daß Leydig den Zusammenhang vieler einzelligen Drüsen mit Nervenfasern nachgewiesen hat.

Fig. 39.



A. Rechte Hälfte eines Querschnittes durch *Hyalina cellaria*, von vorn gesehen. *a* Epithel. *b* Krypten. *c* Leibeshöhle. *d* Strukturlose subepitheliale Bindegewebslage. *e* Große einzellige Schleimdrüsen. *f* Fuß. *g* Mantel. *B.* Haut des Vorderkörpers derselben Schnecke. Die Punkte bedeuten die Krypten, die dunkle Linie das Phylacitenfeld. Nach André.

3. Die Krypten und Phylacite von *Hyalina* (Duftdrüsen?).

André beschreibt von *Hyalina cellaria* und *cheliella* (1064, 1066, 1068) Elemente des Integumentes, die sonst unbekannt sind. Der Vorderkörper trägt etwa hundert kleine Gruben in einer Verteilung, die ihre im einzelnen unbekannte Beziehung zu den Genitalien oder zu den Pallialorganen wahrscheinlich macht. Sie gehen nämlich vom Rücken aus nur auf die rechte Körperseite hinunter, nicht aber auf die linke. Hinter diesem Kryptenfeld liegen die vermutlich als Waffen dienenden Phylacite in einem unregelmäßigen Sattel, der zum Teil vom Mantel verdeckt wird.

Die Krypten sind kleine Gruben, die sich in eine homogene Cutislage einsenken, Beutelchen mit verengerter Mündung. Ihr Epithel wimpert nicht; die Zellen gleichen den gewöhnlichen Epithelzellen, nur erreichen sie die doppelte Höhe. Drüsenzellen sind nicht wahrzunehmen.

Die Phylacite (IX, 3—5) gehören vermutlich in weiterem Sinne unter die Kategorie der Nematocysten oder Trichocysten. Sie entstehen aus kugeligen Bindegewebszellen der Cutis, den Phylacoblasten. Bei jungen Tieren bilden sie zwei bis drei, bei alten nur eine Lage unter dem Epithel. Der Phylacoblast bekommt eine Vacuole, nur selten deren zwei. Kern und Cytoplasma werden gegen die Zellwand gedrängt. In der Vacuole entstehen verschiedene ineinander geschachtelte Kapseln. Die äußere, die nachher den Hut des Phylaciten darstellt, läßt ihren konzentrischen Bau zunächst nicht erkennen. Die kleinere, innere Kapsel, die nachher zum Stiel wird, enthält etwa zwei bis zwanzig minimale Bläschen, die, anfangs rundlich, sich nachher birnenförmig ausziehen. Die Entleerung erfolgt, wahrscheinlich nur auf stärkeren Reiz im äußersten Notfalle, durch den Druck der Hautmuskulatur. Der Phylacoblast wird gegen das Epithel gedrängt, seine Zellwand platzt auf der Außenseite. Ebenso wird das innere Bläschen nach außen gedrängt; es durchbricht hier die äußere Kapsel und drängt sich, gestreckt, über das Epithel vor. Jetzt hat der Phylacit die Form eines Hutpilzes; der Hut bleibt unter dem Epithel, der Stiel ragt darüber frei hinaus. Nunmehr zeigt sich der Hut, der bisweilen seine Ränder ein Stück weit am Stiel mit nach außen schiebt, deutlich konzentrisch geschichtet. Aus dem Ende des Stieles entleeren endlich die kleinen, birnförmigen Bläschen ihren Inhalt nach außen. André vergleicht den Vorgang mit dem Herausquetschen eines Kirschkernes beim Druck auf die Kirsche. Was der wahrscheinlich giftige Inhalt der Bläschen ist, bleibt unbekannt. *Hyalina cheliella,* die den unangenehmen Geruch des Weidenbohrers, *Cossus,* hat, läßt beim Ersticken unter Wasser Öltröpfchen an die Oberfläche steigen, welche die Träger des Duftes sind. Aber es bleibt zweifelhaft, ob das Öl aus den Phylaciten stammt. Man sollte unsere nach Knoblauch riechende *Hyalina alliaria* daraufhin untersuchen.

Der feinere Bildungsmodus der einzelnen Teile der Phylacite bleibt noch unbekannt. Phylacite, die nicht zur Verwendung kommen, können degenerieren, indem der Inhalt der Vacuole in zahlreiche Bläschen zerfällt.

c) Die mehrzelligen Hautdrüsen.

Man kann hier allerlei Übergänge feststellen, Drüsenzellen, die sich zusammenlagern und ihre verlängerten Hälse an einheitlicher Stelle durch das Epithel schicken, wie sie vorhin von *Oncidiella* angegeben wurden oder in stärkerer Ausbildung dem Semperschen Organ zugrunde liegen, oder gemeine Schleimzellen, die sich um eine Einsenkung gruppieren, die bei weiterer Vertiefung zum gemeinsamen Ausführgang wird. Differenzierung und Verzweigung des Ganges, wechselnde Ausbildung der Secretzellen, Hinzunahme anderer Gewebselemente, namentlich muskulöser Natur, schafft dann ein sehr verschiedenes Bild.

Thieles Behauptung, daß in allen Hautdrüsen der Mollusken Stützzellen mit Drüsenzellen abwechseln sollen, könnte man wohl dahin deuten,

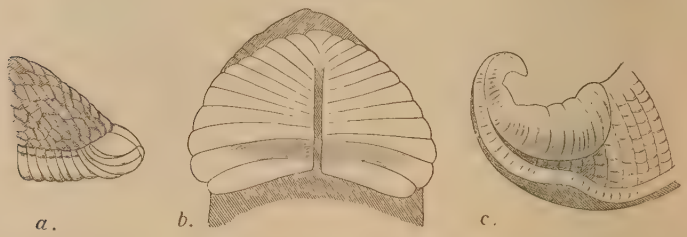
daß die Stützzellen dem Ectoderm, die Drüsenzellen dem Mesoderm angehören, daher immer beide Elemente gemischt auftreten. Andererseits gibt aber gerade diese Auffassung, welche den Drüsenzellen für ihre Ausbildung besonders freien Spielraum läßt, zu Zweifeln Anlaß, da das Epithel sich im engen Gange abzuflachen vermag und dann die Eigenschaften von Stützzellen in keiner Weise mehr zeigt, hingegen selbst secretorisch werden kann. Das Schema erleidet also reichliche Ausnahmen.

Als Regel kann man wohl hinstellen, daß alle vielzelligen Drüsen der Pulmonatenhaut aus den Schleimdrüsen hervorgegangen sind, wenigstens treten Kalk und Pigment, namentlich das letztere, zurück. Was freilich die stark differenzierten Drüsensäcke der Soleoliferen produzieren, darüber fehlen vielfach die Untersuchungen.

1. Die Schwanzdrüse.

Bei unseren *Arion*-Arten vertieft sich der Fußrand oder die Sohlenleiste, die nach hinten an Breite zunimmt, zu einem dreieckigen Feld gerade an der Fußrinne, so daß die Vertiefung auf die Leiste zu liegen

Fig. 40.



a Moreletia angiomphala. Fußende von links. *b Streptostele* (*Elma*) *Nevilli*. Fußende von oben. Vergr. 10 : 1. *c* Dasselbe von rechts. Vergr. 8 : 1. *a* nach Strebel. *b* und *c* nach Wiegmann.

kommt. Bei dem abnormen *Arion*, der außer dem Gehäusebruchsack auch eine Verkürzung des Körpers gegenüber dem Fußrande hatte, so daß dieser weiter über das Hinterende hinausragte, war auch die Grube weiter nach hinten hinausgeschoben, ein Beweis mehr, daß sie lediglich dem Fußrande angehört.

Bei manchen *Zonites* und Hyalinen wird ein ähnliches Feld angegeben, doch vielleicht noch unbestimmter in seiner Abgrenzung und daher ebensooft übersehen. *Moreletia angiomphala* kann nach Strebels Darstellung die Bildung verdeutlichen (Textfig. 40 a).

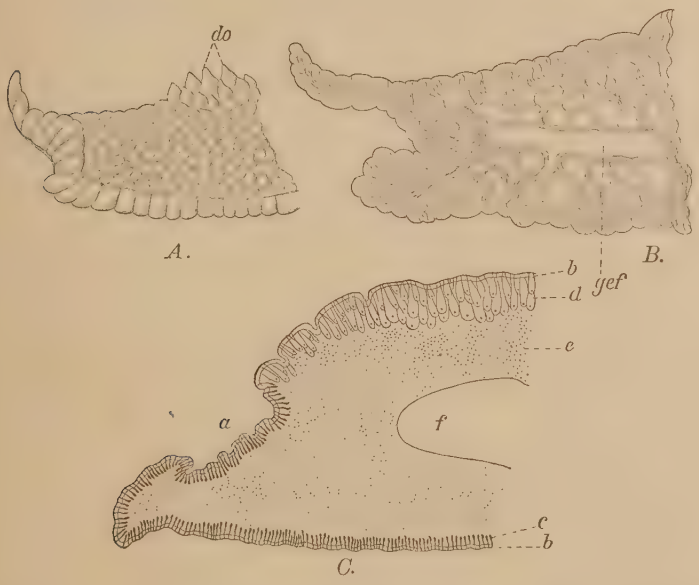
Hierher gehören wohl auch die Wulstbildungen auf dem Fußrückenrande von *Streptostele* (*Elma*), deren Abbildungen ich Wiegmann entlehne (Textfig. 40 b und c). Wiegmann bemerkt, daß ein Schleimporus fehle. Vermutlich liegt eine Drüse vor.

Diesen flachen Gruben steht dann die tiefe Tasche der tropischen Zonitiden und Urocycliden gegenüber, deren Umrandung, wie oben gezeigt

wurde, von dem Fußrand gebildet wird, wodurch sie sich enger an die der Arioniden und Neozonitinen (*Moreletia*) anzuschließen scheinen, als die davon losgelöste Wulstung der Streptostelen. Von einem *Urocyclus* gab ich eine anatomische Darstellung (IX, 6); sie zeigt nur, daß die Tasche weiter nicht kompliziert ist, ihre Wand faltet sich gegen das Ende etwas ein und trägt im Inneren kleine Papillen, die keine Besonderheiten aufweisen. Der Fundus ist glatt.

Als ein Beispiel, daß selbst bei tropischen *Helicarion*-Arten die Schwanzdrüse nur eine flache Einsenkung bedeutet, ohne alle weitere Um-

Fig. 41.



Schwanzdrüse. *A* Schwanzende von *Helicarion Idae* von rechts. *B* Dasselbe im Längsschnitt. *C* Ende von *Arion empiricorum* im Längsschnitt. *a* Schwanzdrüsengrube. *b* Epithel. *c* Kalkdrüsen. *d* Schleimdrüsen des Rückens. *do* Dornen. *e* Cutis. *f* Leibeshöhle. *gef* Gefäß. *A* und *B* nach Fr. und P. Sarasin. *C* nach André.

bildung, gebe ich die Darstellung des Schwanzendes von *Helicarion idae* nach Sarasins. Sie beweist typisch, daß die Grube mit dem sie überragenden Horn nur von der Fußleiste aus zustande kommt (Textfig. 41 *A*, *B*).

Für *Arion* hat namentlich André gezeigt, daß das Schwanzdrüsenfeld die gewöhnliche Hautstruktur hat mit den einzelligen Schleimdrüsen der Sohle, die etwas kleiner sind als die des Rückens; selbst deren Gruppierung weicht kaum von der der Umgebung ab (Textfig 41 *C*). Allerdings mag trotzdem eine geringe Verschiedenheit des Secretes bestehen, da sich namentlich im Frühjahr ein konsistenterer Pfropf hellen Schleims in der Grube ansammelt und sie dadurch besonders bemerklich macht.

Bei den Urocycliden fand ich die Drüsentasche immer secretleer, höchstens waren Fremdkörper, Pflanzensamen u. a. eingedrungen, was auf eine sonst unbewiesene Vorstülpbarkeit hinweisen würde. Beobachtungen in den Tropen müssen zeigen, ob die Drüse zeitweilig eine stärkere Wirksamkeit entfaltet.

2. Das Sempersche Organ.

Die weißlichen Läppchen, die, von Semper entdeckt, von innen her den Mundeingang meist nur in seinem oberen Umfange bei vielen lissopoden Stylommatophoren umgrenzen, wurden wiederholt mit den Hautpapillen des Mundeinganges, hinter denen sie liegen, verwechselt. Die Papillen müssen, wiewohl sie gelegentlich etwas im Mundeingange verschwinden, ihrer Struktur nach zur äußeren Haut gerechnet werden, denn es fehlt ihnen nur, ihrer Lage entsprechend, deren Pigment. Wenn nun auch Babor dafür eintritt, daß die Ballen des Semperschen Organes, die an dieser Stelle um den Mundeingang herum liegen, ihre Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme erlangen, als eine Art vorderster Speicheldrüsen, so möchte ich sie doch hierher stellen. Ihre Drüsennatur gab ich früher an, andere hielten sie für Sinneswerkzeuge. Babor hat meine Auffassung bestätigt und erweitert. Wir haben Ansammlungen von Schleimzellen vor uns, welche, ohne besonderen Ausführgang, doch mit ihren Hälsen, die wie der ganze Lappen von Bindegewebe zusammengehalten werden, bestimmten Stellen des Epithels zustreben. Dabei werden sie nicht unbeträchtlich mit Nerven versorgt, was wohl auf einen besonderen Wert der Drüsenabsonderung hindeutet. Eine gute Ansicht im Querschnitt giebt Täuber*) von *Paralimax* (Taf. IX Fig. 5).

Namentlich reich ist die Innervierung bei *Amalia gracilis*, wo das Organ sich auf zwei Lappen beschränkt, von denen je einer auf jeder Seite des Mundeingangs liegt. Wiewohl sie sonst keine andere Struktur haben, als der Drüsenbogen der übrigen, will ihnen Babor doch eine erhöhte morphologische Bedeutung zusprechen (s. u.).

3. Die Fußdrüse (Suprapedaldrüse).

Kurz, z. T. kaum noch nachweisbar bei den Basommatophoren, wird die Fußdrüse bei den Landformen zu einem Schlauch von verschiedener Länge, der sich entweder in das Gewebe des Fußes hinein erstreckt und in ihm eingeschlossen ist oder darüber frei in der Leibeshöhle liegt zwischen Fuß und Darm. Im ersteren Falle hat das Organ keine eigene Umgrenzung, sondern die Drüsenzellen, um den Ausführgang gruppiert, erstrecken sich zwischen die Elemente des Fußes hinein. Die freie Fußdrüse ist dagegen ein abgeschlossener Schlauch, der bald gerade gestreckt der Mitte des Fußes aufliegt, bald aber auch eine oder mehrere Schlingen

*) H. Täuber. Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren. Ann. Mus. Zool. A. Petersb. V. 1900.

ildet und sein Blindende zurückschlägt. Der Ausführgang ist dagegen uch hier dem Sohlengewebe eingebettet. Das Drüsenepithel zeigt mancherlei Differenzierung.

Wir erhalten etwa folgende Einzelheiten.

A. Basommatophoren.

P. Sarasin erkannte bei *Limnaea*, *Planorbis*, *Physa* und *Ancylus* im orderen Teile des Fußes ein scharf umschriebenes Drüsenpaket, das ein Secret in eine Vertiefung ergießt, die oben von der Schnauze, unten om Fußrande begrenzt ist. Die Secretzellen verhalten sich wie bei *Helix* (s. u.). Sie sind, wie alle Gewebselemente, bei *Ancylus* besonders groß. Die Lage läßt keinen Zweifel über die Homologie mit dem gleichnamigen Organ der Stylommatophoren. Dazu kommen dann die erwähnten reichlichen Schleimdrüsen am vorderen Fußrande.

B. Lissopode Stylommatophoren.

Es finden sich ziemlich erhebliche Unterschiede sowohl in den Umrissen als in der Histologie.

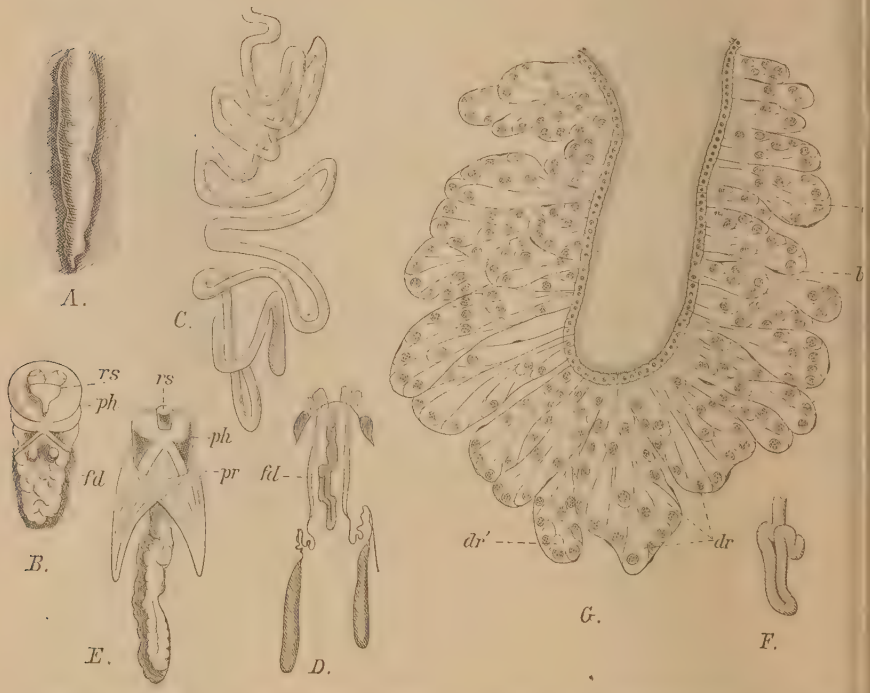
Form und Lage.

Beim Gros ist die Drüse als gerade gestreckter Schlauch in den Fuß eingebettet und von dessen Muskulatur überzogen. Es genügt daher, die Ausnahmen zu registrieren. Bei *Ariolimax californicus* bildet sie einen ziemlich weiten, zylindrischen, hinten zugespitzten Schlauch, der dem Fuß in der Mittellinie frei aufliegt (Textfig. 42 *A*). Ähnlich ist es bei den Janelliden; nur bleibt sie hier kürzer, so daß sie bloß den dritten Teil der Körperlänge erreicht. Ihr Bau ist immerhin recht auffällig. Denn bei *Janella marmorea* besteht sie aus vielen sich seitlich häufenden Follikeln (Textfig. 42 *B*). Am Eingange liegt rechts und links ein besonderes schneeweißes Knöpfchen, das eine accessorische Drüse darzustellen scheint. Einen ähnlichen Bau fand ich bei *Neohyalimax*. Auch *Amalia* hat eine freie Fußdrüse, die platt auf dem Boden der Leibeshöhle liegt. Sehr wechselnd verhalten sich die Raublungenschnecken, selbst innerhalb der engeren Umgrenzung der Testacelliden. Während bei *Daudebardia* die Fußdrüse in den Fuß eingebettet ist, liegt sie bei *Testacella* als schmales, langes Band frei in der Leibeshöhle, wo sie sich, durch Bindegewebe vorn eng an den Schlundring geheftet, je nach dem Contractionszustand in mehrere Schlingen legt (Textfig. 52 *B* und *C*). Plate betont, daß man drei Abschnitte unterscheiden kann; der erste und dritte laufen gerade in der Mittellinie, der mittlere führt die Schlängelungen aus. Das Maximum in dieser Richtung leistet *Apera natalensis*, deren Fußdrüse nach Collinge zu einem äußerst langen, ganz unregelmäßig gewundenen Schlauche wird (Textfig. 42 *C*), während sie bei *A. Burnupi* sich in regelrechten Ausbiegungen nach links und rechts schlängelt. *Plutonia*, *Selenochlamys*, *Pseudomilax* u. a. haben die ein-

gebettete Drüse, während sie bei *Paryphanta* sich wieder frei in der Leibeshöhle lagert. Gerade zieht sie bei *Schizoglossa* hin, wobei nur das proximale Ende als kurzes Caecum sich abbiegt.

Die Auriculiden stellen sich in der Fußdrüse rein auf die Seite der Stylommatophoren, und zwar skizziert Plate das Organ von *Pythia*

Fig. 42.



Freie Fußdrüsen. *A Ariolimax californicus. B Janella. C Apera natalensis. D Atopos Semperi*, daneben die Simrothschen Drüsen. *E Vaginula Hedleyi. F Vaginula Leydigi. G Oncidiello coquimbensis*, Längsschnitt. *bi* Bindegewebe. *dr* und *dr'* Drüsenzellen in verschiedenen Gruppierungen. *ep* Epithel. *fd* Fußdrüse. *ph* Pharynx. *pr* dessen Protractor. *rs* Radulascheide. *A*, *B*, *D*, *E*, *F* nach Simroth. *C* nach Collinge. *G* nach von Wissel.

scarabaeus so, daß es sich am besten an *Ariolimax* anschließen würde: „Die Suprapedaldrüse ist gut entwickelt, d. h. sie bedeckt das vordere Drittel eines etwas kontrahierten Fußes. Sie stellt einen spitzkegelförmigen Sack mit weitem Lumen und sehr großer äußerer Mündung dar."

Histologische Struktur (IX, 7, 8, 10, 11).

Vom inneren Bau einheimischer Arten gibt André die ausführlichste Darstellung. Danach haben die Nacktschnecken die kompakteste Drüse, während bei den übrigen sich die Secretzellen viel mehr zwischen dem Bindegewebe und der Muskulatur des Fußes verlieren. Vorn über dem

Eingang liegen zunächst ein Paar Drüsenpakete, welche André als obere Drüse der eigentlichen Fußdrüse gegenüberstellt. Unbedeutend bei den Limaciden, bilden sie bei *Zonites* und manchen *Helix*-Arten eine Lage, die seitlich in die eigentliche Fußdrüse übergeht, während sie bei *Helix acuta*, *obvoluta* und *lapicida*, bei *Clausilia* und *Buliminus* als scharf umschriebene Massen in die Leibeshöhle ragen.

Der Ausführgang, der die ganze Fußdrüse durchzieht, ist vorn zunächst abgeplattet oder von elliptischem Querschnitt. Nachher erheben sich vom Boden zwei Längswülste, die eine mediane Rinne zwischen sich fassen. Dazu kommen bei mancher *Helix* im hinteren Abschnitt mehrere (3 oder 4) Längswülste an der Decke, die auch P. Sarasin beschreibt. Bei *Paralimax* werden die Bodenwülste nach Täuber besonders hoch. Sie sind, wie die Rinne zwischen ihnen, überall mit hohem Flimmerepithel bekleidet. Dabei kann dieses eine Cuticula haben (*Vitrina*, *Limax*) oder nackt sein (*Helix nemoralis*, *pisana* u. a.). Das übrige Epithel ist niedriger und wimpert nicht, nur bei *Helix aspersa* wurden auch an den Wülsten der Decke kurze Cilien beobachtet. In bezug auf die Cuticula wechselt es ebenso. An der Decke lagern sich ihm bei *Limax*, *Arion*, *Vitrina*, *Succinea* Zellen ein mit vorspringender freier Fläche und Vacuolen im Innern. Von ihnen wies Cuénot durch Injektion einer peptonischen Lösung von saurem Fuchsin nach, daß ihnen eine excretorische Wirkung zukommt.

Der Ausführungsgang ist in verschiedener Mächtigkeit von Bindegewebe und Muskelfasern überzogen, zwischen denen sich die eigentlichen Excretzellen herandrängen. Dies sind große Zellen, die den Schleimdrüsen der Haut gleichen dürften. Sie enthalten ein Plasmanetz und in den Vacuolen die gleichen Körperchen, die wir durch Leydig aus der Haut kennen lernten, optisch inaktiv, rundlich, bei *Limax* unregelmäßig polyedrisch. Sie fehlen während der Ruhezustände, die die Schnecke durchmacht. Zuerst entstehen sie in einer rundlichen Zelle. Zur Entleerung schickt diese einen mehr oder weniger langen Hals vor, der genau in die Rinne zwischen den Längswülsten mündet. Er drängt sich zwischen den Epithelzellen so durch, daß sie, mit ihren Oberflächenrändern zusammentreffend, zunächst sanduhrförmig und schließlich unten zugespitzt werden. Brock zeichnet die Lücken sehr verschiedengestaltig. Nach der Entleerung wird der Hals eingezogen; in dem kleinen Zellenrest verliert der Kern sein Chromatingerüst und seinen Nucleolus, er wird homogen. Es scheint aber, daß die Zelle sich erholen und mehrmals secernieren kann, denn man findet nur wenig entleerte Kerne von Drüsenzellen im Schleim; auch müßten dann die Ersatzzellen, zumal nach dem Erwachen im Frühjahr, mit dem neuen Lebensimpuls häufiger sein. André kommt mit Brock zu dem Schluß, daß der Ersatz von gewöhnlichen kleinen Bindegewebszellen ausgeht, wie wir oben von den Schleimdrüsen der Haut annahmen; zunächst ver-

größert sich in ihnen der Kern, nachher nimmt auch das Cytoplasma zu, wird reticulär usf.

Die Zellen der erwähnten oberen Drüsenmassen am Anfange des Ausführungsganges unterscheiden sich zwar während des aktiven Zustandes der Schnecke kaum von den eigentlichen Fußdrüsenzellen, zeigen aber im übrigen merkliche Verschiedenheiten. Sie nehmen verschiedene Farbstoffe lebhafter auf, ihre Hälse und ihre Struktur bleiben auch während der Ruhezustände erhalten, womit es wohl zusammenhängt, daß sie die Epithelien beim Durchbruch weniger deformieren.

Eine dritte Sorte bilden die Drüsenzellen mit je einer Vacuole. Sie kommen nicht allen Schnecken zu, bleiben immer spärlich und liegen mehr im vorderen Abschnitt der Fußdrüse an den Seiten des Ausführganges. Sie durchbrechen diese und die Decke.

Woher der phosphorsaure und kohlensaure Kalk stammt, der sich im Schleim der Fußdrüse nachweisen läßt, hat André nicht weiter untersucht.

Fußdrüsen von Raublungenschnecken.

Für die Fußdrüse von *Testacella* lauten die Beschreibungen, auch wenn man von den Ungenauigkeiten Lacaze-Duthiers' absieht, wesentlich verschieden. Plate (954) unterscheidet drei Abschnitte, von denen der erste und letzte in der Medianlinie verharren sollen, während der mittlere die Windungen in der Leibeshöhle beschreibt. Wichtiger ist die Differenz in der Histologie. Nach André verläuft der Ausführgang in der ganzen Länge durch die Mitte der Drüse, d. h. die Secretzellen schließen sich ihm von allen Seiten an. Die wimpernden Bodenwülste fehlen; nur im hinteren Abschnitt springt einseitig eine dicke Falte vor, welche das Lumen stark verengert. Es findet sich nur eine Art von Drüsenzellen, die typische, vor, und auch diese in schwächerer Energie und histologischer Sonderung; ebenso fehlen dem Epithel die Deformierungen durch die Drüsenhälse. Die Erneuerung der Drüsenzellen geht auch hier von Bindegewebselementen aus, und zwar von den spärlichen Bändern und Strängen, welche die Drüse an den Boden der Leibeshöhle heften. Plates Darstellung weicht nun im wesentlichen darin ab, daß er dem Ausführgang das übliche Wimperepithel ausdrücklich zuschreibt; außerdem soll der Wulst, der im hinteren Abschnitt von der Decke hereinhängt, neben Bindegewebe noch besondere runde Drüsenzellen einschließen. *Paryphanta* hat nach Beutler (684) eine ähnliche Gliederung des freien Drüsenschlauches; in den vorderen Teilen liegen die Secretzellen zu beiden Seiten, im hinteren greifen sie auch auf der Oberseite herum, während sich von unten ein kräftiger Wulst in das Lumen erhebt, mit längsgefalteter Oberfläche. Sucht man nach einem strengeren Vergleich mit *Testacella*, dann müßte man wohl annehmen, daß der hintere Abschnitt sich um seine Längsachse gedreht, d. h. Bauch- und Rückenfläche vertauscht habe. Doch ist eine derartig eindringliche Homologisierung schwerlich am Platze.

C) Soleoliferen.

Wiewohl hier die Fußdrüse kurz bleibt und kaum ein Drittel der Körperlänge erreicht, ist doch ihre Ausbildung wechselnd genug.

Oncidiiden.

Unter den Oncidiiden ist das Organ nur bei *Oncis montana* ganz in den Fuß eingelassen. Sonst ist es höchstens von einer dünnen Muskelschicht bedeckt, die es emporwölbt, oder bricht als flacher Sack von dreieckiger oder rundlicher Gestalt nach der Leibeshöhle durch.

Schwerer als diese Verschiedenheiten wiegen die Abweichungen im inneren Aufbau. Es kommen zwei ganz verschiedene Typen vor, die eigentlich nur schwer aufeinander zu beziehen sind, nämlich:

α) Bei *Oncidiella* haben wir einen Ausführgang mit einigen schwachen Längsfalten, mit Wimperepithel ausgekleidet. Um ihn gruppieren sich die flaschenförmigen Drüsenzellen, die, wie v. Wissel zeigte (1054), durch Bindegewebe in einzelne Pakete gesondert werden (Textfig. 42 *G*);

β) der zweite Typus findet sich nach Plate bei *Oncis* und *Oncidium* (955). Hier besteht die Drüse aus einem geschlossenen Sack mit zahlreichen, engstehenden Falten, die quer verlaufen und durch Leisten untereinander verbunden sind, so daß ein ähnliches Wabenwerk entsteht wie in der Niere. Ein centraler Kanal durchzieht die Drüse und empfängt durch reichliche Poren das zwischen den Falten erzeugte Secret. Falten und Kanal werden überall von einem niedrigen Epithel ausgekleidet, welches selbst als Drüsenepithel die Abscheidung übernimmt. Die großen einzelligen Drüsenzellen fehlen völlig in der eigentlichen Drüse, nur dem Ausführungsgange sitzen sie vereinzelt an.

Der Unterschied zwischen den beiden Typen der Oncidiidenfußdrüse ist außerordentlich stark; in dem ersten Fall entstammen, wie bei allen vorhergehenden Drüsen, die secernierenden Elemente allein dem Mesoderm, im zweiten dem Ectoderm, das Epithel selbst übernimmt die Abscheidung.

Vaginuliden.

Bei den Vaginuliden ist die Mündung der Fußdrüse nicht immer die einfache übliche Querspalte, sondern es bildet sich bei *Vaginula Hedleyi* eine Lippe heraus, die sich wohl zu einem Kegel zuspitzt, der gelegentlich hervorgestreckt und nach rechts und links bewegt werden kann. So fand ich es wenigstens bei der einen Species (1013). Die Drüse selbst liegt frei in der Leibeshöhle, bald mit einigen Knicken, doch im ganzen nach hinten gerichtet, bald so zusammengebogen, daß das Hinterende neben den Anfang kommt, dicht unter dem Schlundring, wo es durch einen Zweig der Fußarterie versorgt und festgehalten wird (Textfig. 42 *F*). Die Schlingenbildung kann noch weiter gehen bis zu drei Schenkeln. In letzteren Fällen hat der Drüsenschlauch ein gleichmäßiges Aussehen, vorn am Eingang beginnt der Drüsenbelag zu beiden Seiten, allmählich schließt er sich ringsum. Ganz

anders bei *Vaginula Hedleyi*, wo sich von dem bräunlichen Wandbelag eine mittlere, oben schneeweiße Masse in ganzer Länge abhebt (Textfig. 42 *E*). Der Innenraum ist eine ovale Querspalte, am Dach mit einer Längsrinne mit wimperndem Cylinderepithel. Der weiße Teil besteht aus größeren, mehr vereinzelten Drüsenzellen, der übrige Belag aus etwas kleineren, dichteren, stärker färbbaren. Der Schleim im Hohlraum ist ein gleichmäßiges Doppelband, durch die Rinne getrennt.

Es wird schwer sein, diesen Typus, vom allgemeinen Umriß des Schlauchs abgesehen, auf die übrigen Bildungen zu beziehen. Die Größe der Zellen und die Lage der Flimmerrinne scheinen vertauscht.

Bei *Vaginula Gayi* findet sich nach Keller zunächst dieselbe Differenzierung (957), wobei sich die ventralen Zellen von den dorsalen scharf durch ihr Verhalten gegen Tinktionsmittel unterscheiden. Die ventralen gehen vorn ohne Unterbrechung unmittelbar in die Schleimzellen der Sohle über. Dazu kommt aber hier noch ein drittes Element. Am Hinterende befindet sich dorsal vom Gange ein rundliches Gebilde, das sich aus einer Anzahl gewundener Tubuli zusammensetzt, die, mehrfach verzweigt, sich alle einzeln in das Lumen des Fußdrüsenganges öffnen. Sie werden durch Bindegewebe zusammengehalten. Die Schläuche sind mit einer einfachen Schicht kleiner Cylinderzellen ausgekleidet. Die Kerne sind basalständig, das freie Ende bildet einen dunkleren Saum. Sie scheiden farblose Kügelchen ab.

Es liegt nahe, in dem Endorgan von *Schizoglossa* (s. o.) eine ähnliche Struktur zu vermuten.

Atopos zeigt einen ähnlichen Schlauch (Textfig. 42 *D*), bald geknickt, bald umgebogen, frei in der Leibeshöhle, mit starker Differenzierung im Innern. Über dem Vorderende des dünnen Ausführgangs liegt eine dichte Drüsenmasse, deren Hälse in dichten Strängen in die Decke ausmünden (IX, 9). Durch Muskeln heftet sich die Masse beiderseits am inneren Sohlenrande an, so eine Art Septum bildend. Der Ausführgang hat vorn unten Platten-, oben Cylinderepithel, dort, wo die oberen Drüsenmassen sich ansetzen, nur das letztere; weiter hinten in der eigentlichen Drüse bekommt er ein rundliches Lumen, hat unten eine Rinne von Cylinderepithel, oben einen mehrschichtigen Wulst, die Seitenwände tragen Plattenepithel; ringsum gruppieren sich die großen Secretzellen.

Somit schließt sich *Atopos* unter den Soleoliferen den Stylommatophoren am nächsten an, trotz einiger Verschiedenheit, namentlich in den oberen vorderen Massen. Die übrigen haben zwar den Schlauch von ähnlicher Form, gestalten ihn aber histologisch in verschiedenen Richtungen selbständig aus.

Bedeutung der Fußdrüse.

Die früher schon von Leidy aufgestellte Ansicht, welche in der Fußdrüse ein Sinneswerkzeug. und zwar ein Geruchsorgan erblicken will, wurde später von Sochaczewer erneuert (1026) und auch von Hanitzsch an-

genommen (816). Doch darf sie als überwunden gelten. Daß von den Pedalganglien Nerven herantreten, hat keine Beweiskraft, da sie ebensogut für die Drüse dienen können; die vermeintlichen Sinneszellen aber sind nichts anderes als das durch die sich herandrängenden Hälse der Drüsenzellen deformierte Epithel des Ausführgangs. Hanitzsch allerdings zeichnet in den Drüsenwülsten Sinneszellen, die mit freier Spitze hervorragen. Sie wurden von keinem anderen Beobachter gesehen und sind nichts anderes als die Intercellularräume im Epithel, durch welche die Schleimdrüsen ihre Hälse schicken. Was er als Ganglienzellen deutet, sind nach Brocks trefflichen Figuren sicher plasmatische Bindegewebszellen.

Somit behält das Organ den reinen Drüsencharakter, und die Aufgabe ist zweifellos, den Weg schlüpfrig zu machen. Im allgemeinen entsprechen die eigentlichen Drüsenzellen den Schleimzellen der Haut bis in die Einzelheiten. Nur macht jene Oncidiidengruppe β (s. o.) eine Ausnahme, indem sie von einer ganz anderen, allerdings auch sonst den Soleoliferen vertrauten Grundlage ausgeht (s. u.). Bei den übrigen kommt vielleicht überall, wo man genauer zusieht, neben der gewöhnlichen Schleimproduktion noch mindestens ein zweites Secret in Frage, das von den Drüsenmassen an der Decke über dem Eingange gebildet wird. Bei manchen *Vaginula* nehmen sie die ganze Decke ein, bei *Atopos* ziehen sie sich, in besonderer Ausbildung, auf den Eingang zurück, ähnlich bei unseren Heliciden, während sie bei den Janelliden in Gestalt zweier weißer Follikel hervortreten. Die systematische Verschiedenheit aller dieser Formen deutet doch wohl auf die große Verbreitung und Wichtigkeit auch dieses zweiten Secretes. Für näheres Urteil fehlt bisher jede Voraussetzung, so gut wie bei den Tubuli von *Vaginula Gayi*.

Die Entleerung der Fußdrüse.

Für die Ausleitung des Schleims kommt ein doppelter Mechanismus in Frage, allgemein die Wimperung, bei den in den Fuß eingelassenen Drüsen aber deren locomotorische Wellen, die, von hinten nach vorn gleitend, die Entleerung nebenbei in der praktischsten Form mit besorgen. In jedem Falle muß wohl die Beeinflussung durch das Nervensystem beansprucht werden, da sonst in der Ruhe der Schleim unausgesetzt abfließen und sich vor dem Fuße sammeln müßte.

Am unsichersten bleibt der Entleerungsmodus bei *Testacella*, bei der die Cilien zurücktreten. Hier könnte wohl nur die Secretion selbst ein Vorschieben nach vorn bewirken. Da ist aber zu bemerken, daß wohl kaum ein Pulmonat so wenig sich über der Erde bewegt, wie diese Raubschnecke, die meist in Regenwurmlöchern und Erdspalten kriecht, wo dann die Sohle mit ihren Wellen weniger in regelrechten Betrieb kommen dürfte, als der übrige Hautmuskelschlauch.

4. Die Schlauchdrüsen der Janelliden.

Plate fand bei *Janella* (959), Pfeiffer bei *Triboniophorus**) schlauchförmige Drüsen in der Mantelgegend. Sie münden bei *Janella* frei in eine Vertiefung am vordersten Ende des Mantelfeldes, bei *Triboniophorus* in die Wand des Atemganges, bei letzterem in sehr großer Zahl. Bei *Janella* sind es etwa ein Dutzend Ausführgänge, denen unten eine Anzahl Drüsenschläuche ansitzen. Sie sind von einem annähernd kubischen Epithel ausgekleidet, das selbst die Secretion übernimmt. Das Secret erscheint als flockige Masse. Das Epithel wird in den Ausführgängen höher, um sich an der Öffnung wieder abzuflachen und ins gewöhnliche Körperepithel überzugehen.

Bei *Aneitella Berghi* liegen die Verhältnisse nach Plate eigentümlich. Nur zwei oder drei lange Drüsenschläuche münden dort aus, wo der Atemgang in die Renoanalrinne des Rückens übergeht. In ihrer Umgebung liegen in der Tiefe der Haut zahlreiche geschlossene Bläschen, die z. T. miteinander kommunizieren. Sie enthalten dasselbe Epithel und dasselbe Secret wie die Schläuche; nur ausnahmsweise kam ein derbes Concrement vor, das Kalk zu sein schien. Es liegt die doppelte Möglichkeit vor, daß sich entweder die Bläschen nachträglich mit dem Hauptgange verbinden, oder daß sie rudimentäre Gebilde sind. Plate entscheidet sich für die letztere Annahme.

Bei *Aneitella virgata* sah Glamann die Schläuche in geringerer Anzahl in den Atemgang münden, ohne daß abgeschlossene Bläschen vorkämen**). *Aneitea* hat nach ihm Schlauchdrüsen, die um den Atemgang gruppiert sind, aber von hinten nach vorn an ihm vorbeiziehen und davor münden.

Die Gebilde mögen zunächst eigenartig und rätselhaft erscheinen, ohne Gegenstück bei den übrigen Pulmonaten. Dennoch dürfte es am Mantelrande unserer gemeinen Heliciden nicht an der Parallele fehlen (s. u.). Schon die Krypten der Hyalinen (s. o.) können wohl zum Vergleich herangezogen werden. Histologisch fügen sie sich den reinen drüsigen Epithelien an, ohne Hinzutritt mesodermaler Elemente.

Der Abschluß der einzelnen Blindsäcke, den Plate fand, erklärt sich ohne weiteres aus der Neigung des Mantels der Janelliden zu solcher Bildung. Sie spricht sich ebenso in dem pallialen Sinnesbläschen aus, wie in dem Zerfall der Schalentasche und dem Abschluß einzelner Kalkfragmente (s. o., S. 116). In dem einmal deformierten Mantel überwiegt die Wucherung der Haut nach innen (vgl. auch u. unter Lunge).

5. Die vielzelligen Hautdrüsen der Soleoliferen.

Während das Notum von *Atopos* s. *Rathouisia* überall eine reiche Entwicklung gewöhnlicher Schleimdrüsen zeigt, finden sich bei den Vaginuliden und Oncidiiden kompliziertere Drüsen, die von verschiedenen Forschern untersucht wurden. Es sind etwa Semper, Plate, v. Wissel, Joyeux-

*) W. Pfeiffer, Die Gattung *Triboniophorus*. Zool. Jahrb. Anat. XIII. 1900.

**) G. Glamann, Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntnis der Tracheopulmonaten. Zool. Jahrb. Anat. XVII. 1903.

Laffuie, Simroth, Sarasins zu nennen. Bei den Vaginuliden sind sie über den ganzen Rücken zerstreut, bei den Oncidiiden beschränken sie sich entweder auf das Perinotum oder liegen auch am Hyponotum. Die höchste Differenzierung erreichen sie am Perinotum, und bei *Vaginula djiloloensis* zeigen Sarasins, daß in der Entwicklung zunächst die Mantelranddrüsen ausgebildet werden (1646). Daher dürfte von ihnen auszugehen sein.

Die Drüsen sind in regelrechten Abständen am Perinotum verteilt (Textfig. 43). Beim Embryo bestehen sie aus einer tiefen, engen, unten erweiterten, mit gewöhnlichem kubischen Epithel ausgekleideten Einsenkung.

Fig. 43.

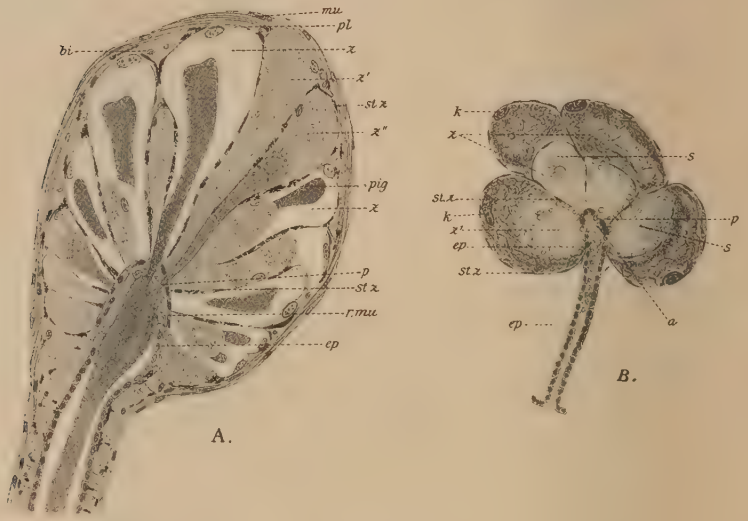
Längsschnitt durch das Perinotum eines Embryos von *Vaginula boviceps* mit den Randdrüsen. Links eine Randdrüse im Längsschnitt. Nach Sarasins.

In den Kanal münden rings die typischen Schleimdrüsen von „Phiolenform", wie sich Sarasins ausdrücken. Die Drüsenzellen sind von verschiedener Länge, entsprechen also ganz dem gewohnten Bilde aus der Haut.

Für *Oncidiella celtica* beschreibt Joyeux-Laffuie die entsprechenden Drüsen, genauer v. Wissel (1054) für andere Arten. Etwa 20 bis 30 dieser Drüsensäcke, meist schon äußerlich durch papilläre Vorsprünge oder abweichende hellere Pigmentierung gekennzeichnet, liegen rings am Perinotum. Der Ausführgang ist ähnlich (Textfig. 44 *A*); von allen Seiten münden die Drüsenzellen so ein, daß sie nach der Tiefe an Höhe zunehmen, wodurch die Gestalt einer gestielten Beere herauskommt. Sie ist rings durch eine dünne Muskellage begrenzt und abgeschlossen. Die Stützzellen, die v. Wissel zwischen den langen Drüsenzellen meldet, sind wohl auf Bindegewebselemente zurückzuführen. Die Zellen führen zweierlei Secret, entweder ein homogenes Gerinnsel oder zahlreiche runde Tröpfchen oder Kugeln. Da aber beide Secrete in einer Zelle vorkommen, so sind sie wohl nur der Ausdruck eines zeitlich verschiedenen Zustandes, zumal sich im Gange nur die homogene Masse findet.

Am Hyponotum von *Oncidiella* liegen ähnliche Drüsen ganz vereinzelt, jederseits ein Paar (Textfig. 44 *B*). Sie haben die Form der Beere noch schärfer angenommen, da die Secretzellen nur in den Grund des gleichmäßig engen Ganges münden. Daß sich die einzelnen Drüsenzellen, die nur das Tropfensecret liefern, frei in das umgebende Gewebe vordrängen, liegt doch nur in dem Mangel der umschließenden Muskelhülle und kann schwerlich dazu berechtigen, die Zellen aus dem Bindegewebe abzuleiten, die der

Fig. 44.



Oncidiella juan-fermandexiana. *A* Längsschnitt durch eine Giftdrüse, *B* durch eine Schleimdrüse. *a* Ausführgang. *bi* Bindegewebe. *ep* Epithel. *k* Zellkern. *mu* Muscularis. *pig* Pigment. *pl* Plasma. *r.mu* Sphinkter. *s* Secret. *st.z* Stützzelle. *z*, *z'*, *z''* Drüsenzellen in verschiedenen Stadien der Secretion. Nach von Wissel.

Manteldrüsen dagegen aus dem Epithel, wie v. Wissel will. Sie sind wohl beide mesodermaler Natur.

Die erwachsenen *Vaginula* haben den ganzen Rücken mit Drüsen bedeckt in dichtem Gedränge. Das Bild der einzelnen Drüse etwa von *V. Leydigi* gleicht dem der Manteldrüsen von *Oncidium* (1013). Doch fand ich nur ein Secret. Die Drüsenzellen reichen bis unter das Epithel. Der Ausführgang kann als offener Becher weit klaffen, oder seine Mündung wird verschlossen. Die Drüsen haben alle die gleiche Form, aber etwas verschiedene Größe und Einsenkung.

Doch haben wir die entsprechenden Fälle, wo eine Reihe von Hauptdrüsen im Perinotum verteilt ist. So beschrieben es Sarasins von der erwachsenen *V. djiloloensis* und *V. boviceps* (1646). Bei letzterer wird es namentlich deutlich beim Embryo, wo noch die einzelnen Drüsenzellen in die Cutis frei hineinragen (Textfig. 43).

Bei der chilenischen *V. Gayi* fand Plate zweierlei Drüsen (957): erstens

ehr zahlreiche, kleine Epitheleinsenkungen, die namentlich am Hyponotum ehr dicht stehen, aber auch sonst überall am Rücken vorkommen; ihnen itzen am Grunde einige einzellige Drüsen an. Zweitens in der Ebene des Perinotums oder auch etwas über dieser sehr lange, wagerecht verlaufende, chmale Epitheleinstülpungen, die mehr als die Hälfte der Dicke der Haut durchsetzen und zuweilen am Grunde in zwei kurze Blindschläuche sich gabeln. In diesen Fundus ergießen zahlreiche, einzellige Drüsen ihr Secret.

Bei der australischen *Vaginula Hedleyi* sah ich lange Kanäle von gleichmäßigem Lumen — ich nannte sie Schleimkanäle — vereinzelt die ganze Dicke der Haut durchziehn, nach oben sich gabelnd und mit anderen Gängen kommunizierend, so daß sie in einer Anzahl von Öffnungen namentlich n der Umgebung des Perinotums durchbrechen (1013). Sie sind von Plattenepithel ausgekleidet. Ob alle die Einsenkungen, die hier liegen, miteinander n Beziehung treten, blieb unentschieden. Besonders ausgebildete Drüsenzellen sah ich nicht, was ich mit der gleichmäßigen Durchsetzung der Haut mit schleimigem Bindegewebe in Beziehung brachte. Die Schleimzellen sollen sich direkt in die Kanäle entleeren. Die Berechtigung Plates (957) und Kellers*), die Kommunikationen der Gänge in Frage zu ziehen, kann ich angesichts der Schnitte nicht gelten lassen, da ich selbst an einer anderen Form den gewöhnlichen Bau festgelegt habe. Das histologische Detail mag unter der Konservierung gelitten haben.

Bedeutung der Drüsen.

Da man in Alkohol abgetötete Vaginuliden dick mit Schleim bedeckt findet, so haben wohl die flacheren Einsenkungen des Rückens als Schleimdrüsen zu gelten. Ebenso faßt v. Wissel die Drüsen am Hyponotum von *Oncidiella* auf. Die tieferen Drüsenschläuche haben wohl auch physiologisch funktionell sich differenziert. Semper betrachtete die Mantelranddrüsen der Oncidien als eine Art von Wehrdrüsen, welche ihr Secret in Gestalt fester Körner den verfolgenden Fischen, *Periophthalmus* und *Boleophthalmus*, als Schreckmittel entgegenschleudern sollten. Jetzt werden sie zumeist als Giftdrüsen bezeichnet, und ebenso deutet Plate die tiefen Drüsen von *Vaginula Gayi* (957). Er überzeugte sich von dem brennenden Geschmack ihres Hautsecrets. Die glänzend schwarze Farbe der Schnecke hätte dann als Warn- oder Ekelfarbe zu gelten. Nur meint Keller, daß man in der Funktion die Randdrüsen von den übrigen nicht trennen könne (l. c.).

6. Die Drüse im vorderen Fühler von *Vaginula* (IX, 12, 13).

Im unteren Tentakel von *Vaginula*, den Sarasins dem Lippensegel der übrigen Pulmonaten homolog setzen (1646), fand ich eine Drüse von ähnlichem oder gleichem Bau, wie jene Fußdrüse der Oncidien, die ich oben unter β) nach Plates Beschreibung aufgeführt habe (1013). Derselbe ab-

*) W. Keller, Die Anatomie von *Vaginula gayi* Fischer. Zool. Jahrb. Supplem. V. Bd. II. 1902.

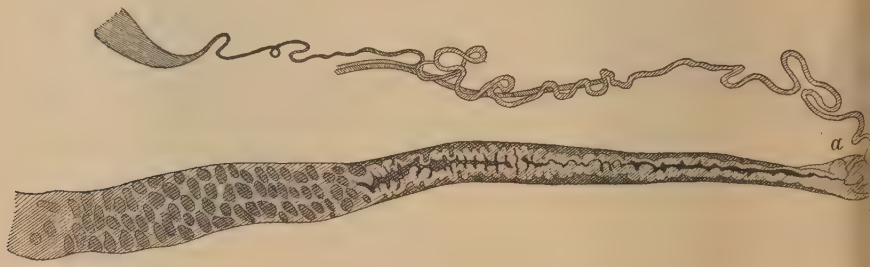
geschlossene Sack mit vorspringenden Lamellen, die untereinander verschmelzen. Dadurch entsteht ein System von Röhren, die ein gleichmäßiges, niedriges Cylinderepithel mit basalen Kernen tragen. Die Zellen haben als Secretzellen zu gelten. Die Drüse steht im Dienste der Sinneswahrnehmungen (s. u.).

7. Die Simrothschen Drüsen von *Atopos* (Textfig. 42 *D*).

Babors Annahme, die Organe, die ich bei *Atopos* auffand, und die dann von Sarasins an frischem Material gründlicher untersucht und mit meinem Namen belegt wurden, möchten als ein Homologon des Semperschen Organs aufzufassen sein, läßt mich die auffallenden Bildungen unter die Hautdrüsen einreihen.

Die linke Drüse mündet frei neben dem Munde, die rechte mit dem Penis zusammen. Die Ausbildung scheint sich einigermaßen abzustufen.

Fig. 45.



Simrothsche Drüse von *Atopos Semperi*. Die Drüse selbst (*dr*) ist abgeschnitten. Bei *a* geht der gerade Ausführgang in den engen über. Nach Simroth.

Arten von Sumatra haben die Gänge kürzer und den Drüsenkörper weniger scharf abgesetzt, als die von Amboina, die ich untersuchte. Hier beginnen die Ausführgänge ziemlich weit und ziehen sich so neben der Fußdrüse hin (Textfig. 45); proximalwärts verengern sie sich zuerst mäßig und dann plötzlich sehr stark, und dieser feine Abschnitt ist sehr lang und vielfach geschlängelt; auch sitzt ihm ein Muskel an, der eine gewisse Ausstülpung zu ermöglichen scheint. Schließlich folgt die weiße Drüse, wie ein Uhrgewicht an seinem Faden. Der erweiterte Endteil, mit plötzlicher Anschwellung beginnend, hat bei engem Lumen ein gekräuseltes Epithel, das nachher in Papillen zerfällt, die schließlich drüsig zu werden scheinen. Außen trägt der Gang eine kräftige Ringmuskulatur. Die wurstförmige Enddrüse trägt nach Sarasins innen ein drüsiges Epithel und darum eine außerordentlich starke Schicht von Ringmuskeln; auf sie folgt eine dichte Lage anderer, schmaler Drüsenzellen, die ihre Gänge quer durch die ganze Muskellage in den Kanal senden. „Der starke Muskelcylinder läßt einen Spritzapparat vermuten."

Die Bedeutung ist unsicher. Lage und Form erinnern am meisten an die Spinndrüsen von *Peripatus*, und es wäre denkbar, daß die Schnecke

ihre Beute mittels Schleimfäden in ihre Gewalt bringt. Auffallend genug bleibt es, daß die hinterindischen Malaien die Schnecke und den *Peripatus* für gleichgiftig halten und beide gebrauchen, um die Spitzen der Hörner ihrer Kampfstiere zu bestreichen und sie damit nach ihrer Meinung um so gefährlicher zu machen.

So isoliert mir anfangs die Bildung zu stehen schien, ich glaube jetzt eine doppelte morphologische Anknüpfung zu finden. Ihre Homologa dürften sein 1. das vordere Paar sogen. Speicheldrüsen bei einer Anzahl von Vorderkiemern, *Janthina* u. a., das neuerdings von Tesch auch bei *Atlanta* nachgewiesen wurde und als Lippendrüse im Dienste der Nahrungsaufnahme steht, und das vielleicht im Semperschen Organ wurzelt, und 2. durch Funktionswechsel der Pfeilsack mit dem Liebespfeil (s. u.).

Rückblick.

Der Überblick ergibt somit zwei Kategorien von vielzelligen Drüsen, rein epitheliale Einsenkungen, bei denen das Epithel im Zusammenhange Secret liefert nach Art einer nicht erhärtenden, losgelösten Cuticula, und Schläuche, bei denen die secernierenden Zellen aus dem Mesoderm stammen.

Die rein epithelialen Einsenkungen dürften sein:

die Schlauchdrüsen am Mantel der Janelliden,
die Tentakeldrüsen von *Vaginula* und
die eine Fußdrüsenform der Oncidiiden.

Alle übrigen könnte man als mesodermale Drüsen bezeichnen. Äußerlich macht die schärfere Umgrenzung der Drüse keinen Unterschied; denn wenn auch die erste Kategorie der epithelialen Einsenkungen immer scharf umschlossen erscheint, so kommt ähnlicher Abschluß doch auch bei den komplizierten Mesodermdrüsen vor, wie die Giftdrüsen der Oncidien, die Simrothschen Drüsen von *Atopos* und die freien Fußdrüsenschläuche in der Leibeshöhle beweisen. Daß auch sonst trotz der scharfen histologischen Gegenüberstellung der Unterschied kein prinzipieller ist, zeigen wohl die Fußdrüsen der Oncidiiden, bei denen beide Kategorien vorkommen.

Nach welchem Typus die tiefe Manteldrüse, die oben von *Auricula* und von der Helicidengruppe der Murellen gemeldet wurde, gebaut ist, steht noch dahin.

d) Das Bindegewebe.

Die Haut oder der Hautmuskelschlauch ist von wechselnder Stärke; diese ist teils und in erster Linie auf Rechnung des Bindegewebes zu setzen, teils wird sie durch die verschiedene Menge der Muskelfasern bewirkt, die in sie eingewebt sind. Das mag bei der Muskulatur erörtert werden. Wo sie zurücktreten, erhalten wir eine reticuläre Bindegewebsschicht. Selbstverständlich kommen noch Gefäße und Nerven dazu. Von den Bindegewebselementen gilt im allgemeinen dasselbe, wie von denen der

Prosobranchien, auf die hiermit verwiesen werden kann. Die Grundlage bildet wohl eine protoplasmatische Zelle, jenes Element, aus dem die Schleimdrüsen sich rekrutieren. Wenn sie eine Membran um sich abscheidet, die noch dazu durch Vacuolenbildung vom Cytoplasma abgehoben wird, dann entstehen jene Blasen, die als Leydigsche Zellen oder Langersche Blasen bekannt sind. Wo die Vacuolen zurücktreten, haben wir wohl eine Zellform, die zu Verwechslungen mit Ganglienzellen Veranlassung gegeben hat, so daß selbst ein so gewiegter Histologe, wie Flemming, beim *Helix*-Fühler die Entscheidung nicht treffen konnte. Die Blasen können aber wohl auch auf andere Weise zustande kommen. Die protoplasmatischen Zellen hängen vielfach untereinander zusammen. Durch Schwund des Zellkörpers wird daraus ein Netzwerk von Fasern und Lamellen, dessen Natur an den geschrumpften Kernen erkannt wird. Auch sie können, wenn sie eine protoplasmatische Zelle umschließen, das Bild einer Blasenzelle vortäuschen. Diese protoplasmatischen Zellnetze nun sind die Bildungs- und Ablagerungsstätten der allerverschiedensten Substanzen, die beim Haushalt abfallen und vielfach weitere Verwendung finden. Alle die Drüsen, die oben als mesodermale bezeichnet wurden, legen Zeugnis davon ab. Wir haben Kalk, Pigment, Schleim mit geformten Elementen und ohne solche, Duftstoffe u. dgl. Die Wände der Gefäße sind nach Creighton reich an Glykogen, das wohl den ersten Anfang der Schleimbildung darstellt (s. u. Kreislauf). Dazu kommen aber neben den Pigmenten und mit ihnen zu einer Gruppe gehörig wahrscheinlich noch allerlei andere Ablagerungen. Ich glaube mit Bestimmtheit hier und da im Bindegewebe der Vaginuliden Concretionen gesehen zu haben, die den Nierenconcrementen glichen, wenn auch Plate Zweifel ausgesprochen hat. Collinge fand dieselben Gebilde. Noch mehr erinnert an Verbindungen der Harnsäuregruppe die dicke, kreidige Ablagerung in der Haut afrikanischer Urocycliden, bei manchen *Dendrolimax* direkt unter dem Epithel, mit dem Pigment abwechselnd, bei *Urocyclus*-Arten mehr in der Tiefe, dem Hauptsinus entlang und sonst zerstreut, doch bisweilen auch oberflächlich das ganze Tier weiß färbend. Die einzelnen Flecke bestehen aus feinen Körnchen. In einem Falle, bei *Parmacella*, fand ich selbst Ablagerungen, die ich nur als Conchin deuten konnte. Einige Einzelheiten erfordern wenigstens besondere Aufmerksamkeit.

1. Kalk und Pigment.

Es war ein glücklicher Griff von Leydig, die Kalk- und Pigmentdrüsen in eine Kategorie zusammenzustellen. Denn so wenig an und für sich ein physiologischer Zusammenhang zwischen dem Calciumcarbonat und den Farbstoffen ersichtlich ist, so leicht können sie sich gegenseitig vertreten, allerdings, soviel ich weiß, nicht in einem und demselben Genus. *Arion*- und *Limax*-Arten sondern bunten Schleim, die Ackerschnecken dagegen kalkig-weißen ab, wobei freilich *Limax* und *Agriolimax* phyletisch

einander nahe genug stehen. Die Verwandtschaft deutet um so mehr auf eine gemeinsame Wurzel beider Ausscheidungen.

Der Kalk.

Der Kalk findet sich zumeist in Form feinster Körner in dem plasmatischen Netzwerk, aus dem auch die Kalkdrüsen hervorgehen. Er kann sich aber ebenso in der kompakten Form mehr oder weniger regelmäßiger Kugeln ablagern, wie sie Semper von *Limnaea* (993) und Buchner (720) als konzentrisch geschichtet von *Planorbis* abbildet. Sie beschränken sich wohl auf die Basommatophoren und gelangen nicht zum Transport nach außen. —

Unter den Pigmenten dürften zwei Gruppen zu unterscheiden sein, das schwarze und die bunten, d. h. gelben und roten. Beide kommen zwar in denselben verzweigten Plasmazellen vor, zeigen aber doch wesentliche Differenzen. Die wichtigste ist die, daß der schwarze Farbstoff niemals als Excret nach außen befördert wird.

Der schwarze Farbstoff.

Das schwarze Pigment, dem wohl das blaue mancher Hyalinen und *Limax* zuzurechnen ist, lagert sich bald direkt unter dem Epithel ab, bei Styl- und Basommatophoren so gut wie bei Vaginuliden, als es in tieferen Schichten unmittelbar an der Leibeshöhle, wie an inneren Organen, an der Zwitterdrüse, am Herzen usw. auftreten kann. In feinen Körnchen erfüllt es die verästelten Zellen, deren Verzweigungen nicht selten zwischen die Epithelzellen sich einschieben, ohne aber nach außen durchzubrechen. Bei *Planorbis* bildet es, ähnlich wie der Kalk, in der Cutis kompakte Massen. Vogel und Reinhauer zogen es aus *Limax maximus* mit Salpetersäure aus und schlugen es dann mit Ammoniak nieder. Sie nannten die glänzende schwarze Masse Limatrin oder Schneckenschwarz. André hat den schwarzen Farbstoff, der sich bei den Limnäen teils in inneren Bindegewebsmembranen, teils in den flachen Epithelzellen unter der Schale findet, der chemischen Untersuchung unterzogen, wiewohl für eine Elementaranalyse aus 200 *L. stagnalis* nicht genug zu gewinnen war (662). Ohne alle einzelnen Reaktionen anzuführen, bemerke ich nur, daß das Pigment, das aus minimalen Körnchen besteht, isoliert wurde durch künstlichen Verdauungssaft, von dem es nicht angegriffen wird. Es ließ sich Eisen in ihm nachweisen. Aus dem chemischen Verhalten wie aus der Form war zu erschließen, daß es, bis auf weiteres, mit dem Melain, d. h. dem Secret des Tintenbeutels der Cephalopoden (nach Girod) identisch ist, aber nicht mit dem Melanin, welches in Stäbchenform auftritt. Wahrscheinlich stellt es ein aufgespeichertes Abfallprodukt des Körpers dar, ein Excret.

Entstehungsursachen des schwarzen Farbstoffs.

Es scheint, daß die Abscheidung vielfach direkt da statthat, wo es sich um besonders lebhaften Stoffwechsel handelt. So fehlt der

Farbstoff kaum jemals in den Tentakelretractoren der Stylommatophoren, bei denen ebenso das ganze Kopfende nach vorn gedunkelt zu sein pflegt, entsprechend dem nach vorn gesteigerten Blutdruck beim Ausstülpen. Nicht selten ist auch der Streifen der äußeren Haut, unter dem sich die Fühlermuskeln beim Tentakelspiel hin- und herbewegen, geschwärzt, bei manchen *Helicarion*-Arten u. a. Ebenso folgt der Farbstoff vielfach den Blutgefäßen, namentlich den großen Sinus in den Körperseiten bei den Nacktschnecken und damit auf dem Mantel rechts und links den Lungenflügeln, bei *Amalia* außerdem der hufeisenförmigen Mantelrinne. So entsteht bei *Limax* und *Arion* die Grundzeichnung, die ich als Stammbinde bezeichnete, und die ebensogut exotischen Urocycliden zukommt. Bei *Limax* entwickelt sich daraus mancherlei weitere Zeichnung; indem sich das Pigment aus der Umgebung immer stärker konzentriert, wird diese zu zwei helleren Grenzstreifen. Fortschreitende Pigmentkonzentration führt dann wohl zu einer scharfen inneren und einer weniger genau umgrenzten äußeren Binde (s. o.), innerhalb der Binden aber zur Lockerung des Zusammenhanges und zur Auflösung in einzelne Flecken. Und doch kommen gleich wieder Ausnahmen vor. So sind die Jungen des *Limax arborum* nur dadurch von denen des *Limax maximus* zu unterscheiden, daß an Stelle der Stammbinde die Zeichnung gleich mit der inneren Binde einsetzt. Andererseits findet das Zeichnungsgesetz seine Bestätigung bei einer so abweichenden Gattung wie *Philomycus*, wiewohl sich hier der Vorgang lediglich auf dem Mantel selbst abspielt.

Wie die Stammbinde von den seitlichen venösen Sinus ausging, so bezeichnen diese bei denselben *Arion*, welche die Binde auf dem Rücken des Fußes haben, unter Umständen eine merkwürdige Grenze. Die Ablagerung kann von ihr aus nach unten fortschreiten bis zum Fußrande, während das Rückenfeld heller bleibt und nur in der Mitte dunkler abschattiert ist; es kann aber ebensogut der Rücken dunkel werden, während die Seiten hell bleiben, bei den *albolateralis*-Formen.

Wo das Leibesende einen Kiel trägt, bleibt es bei den Arten, die nicht schlechthin einfarbig sind, fast immer ungefärbt. Dieses Ausbleiben der Secretablagerung hängt wieder nur mit der mangelnden Energie des Stoffwechsels zusammen. Denn nur das Fehlen von Muskeln und Contractilität bedingt die Erscheinung, daß der Kiel sich beim kontrahierten Tiere in dichten Falten schlängelt.

Eigenartig ist der Einfluß des Stoffwechsels auf die Pigmentierung auch bei Narben und Regeneration, und zwar wieder in den Extremen, keinesfalls indifferent. Bei *Limax* und *Paralimax* pflegen Narben dunkel sich abzuheben, während umgekehrt das nach Autotomie regenerierte Schwanzende von *Prophysaon* zunächst farblos bleibt.

Es scheint, daß für die Ablagerung des schwarzen Farbstoffs in den oberflächlichen Hautschichten — außer der Rücksicht auf den Stoff-

vechsel — mehrere Faktoren in Betracht kommen, das Licht und die Wärme, letztere in erster Linie.

Der Einfluß des Lichtes kann darin erblickt werden, daß an verborgenen Körperstellen (von der Schale wird noch immer abgesehen) die Haut blaß bleibt, namentlich unter der Mantelkappe. Doch kann man ebensogut den mangelnden Stoffwechsel, da ja an dieser Stelle die Schleimdrüsen fehlen, verantwortlich machen; nur damit wird es wohl auch verständlicher, daß bei manchen Formen (*Agriolimax melanocephalus, Helicarion, Ostracolethe* usf.) ein tiefes Schwarz auch unter der Mantelkappe vereinzelt vorkommt. — Schalenpigmentierung s. u.

Die Bedeutung der Wärme zeigt sich darin, daß unsere größten Nacktschnecken, *Arion empiricorum*, *Limax maximus*, in kühlen Gebirgslagen viel dunkler zu werden pflegen, als auf warmer Ebene. Gewöhnlich wird die Feuchtigkeit mit als bestimmend herangezogen, z. B. von Leydig. Sie kommt wohl aber nur sekundär in Betracht, insofern sie Stoffwechsel und Wachstum steigert. Experimente mit künstlichen Wärmezuchten ergaben namentlich für *Arion* ein vollständiges Verblassen auch bei genügender Feuchtigkeit.

Sehr auffallend ist die Tatsache, daß derselbe *Arion empiricorum*, der bei uns gerade in den kühlsten Lagen dunkel wird, ebenso an seiner Südgrenze im mittleren Portugal tiefe Schwärze zeigt. Die entgegengesetzten Temperaturen zeitigen das gleiche Ergebnis, während die warmen Mittellagen abweichend die Schwärzung zurückhalten, entsprechend den gleichen Resultaten der Frost- und Hitzezuchten bei Schmetterlingen.

Noch auffallender aber erscheint eine andere, beinahe entgegengesetzte Tatsache, nämlich das plötzliche Fehlschlagen des Schwarz bei extremen Temperaturen. Wir kennen einerseits *Limax maximus* in allen Übergängen der schwarzen Färbung und Zeichnung vom hellsten Grau oder Weiß mit dunklen Linien und Flecken bis zum tiefen, einfarbigen Schwarz. Die Übergänge mögen, soweit sie nicht durch Vererbung gefestigt sind, auf den Wechsel der äußeren Bedingungen, Wärme mit Feuchtigkeit, zurückzuführen sein. Ganz anders ist es beim plötzlichen Umschlag, wie man ihn etwa an den kühlsten und niederschlagsreichsten Stellen des Erzgebirges beobachtet. Hier sind alle Individuen tiefschwarz, mit vereinzelten weißen darunter, ohne jedes Abzeichen. Hier haben wir plötzlichen Umschlag. Dem scheint ein entgegengesetzter Umschlag zu entsprechen, wenn in warmen Sommern, nach einer gesteigerten Sonnenfleckenperiode, massenhaft ebenso weiße *Limax maximus* in den wärmeren Teilen unseres Vaterlandes auftauchen. Wir haben also bei *Arion empiricorum* durch die Temperaturextreme in jedem Falle tiefstes Schwarz, bei *Limax maximus* durch Kälte ebenfalls schwarz, durch höchste Steigerung aber, und zwar in beiden Extremen, reines Weiß durch plötzlichen Umschlag. Diesem durch Wärme veranlaßten Pigmentmangel bei *Limax* fehlt die Parallele bei *Arion* nicht ganz, insofern als in Portugal neben dunkelsten

Exemplaren auch ganz blasse weißliche vorkommen, *A. empiricorum Bocagei* Srth.

Bei der bekannten Schwierigkeit, welche alle Pigmentierung der Tiere bis jetzt noch einem durchgreifenden Verständnis entgegensetzt, muß auch hier betont werden, daß die Gesetze zunächst nur innerhalb der einzelnen Arten gelten, aber schon bei den nächsten Verwandten umschlagen können. Sie erhalten allerdings dadurch erhöhten Wert, daß die Arten, an denen sie gefunden wurden, die modernsten und größten und noch in vollem Flusse der Umbildung begriffen sind.

Sonst wird Albinismus gelegentlich bei Gehäuse- wie Nacktschnecken beobachtet, doch hat man über seine Ursachen keine feste Meinung gewinnen können. Bei Nacktschnecken mit buntem Schleim (*Arion*) kann man von Flavismus reden, wenn nur das schwarze Pigment fehlt, Albinismus bedeutet hier den Mangel beider Farbstoffe.

Unter einen ähnlichen Gesichtspunkt gehört wohl auch die Sohle der Aulacopoden. Bei vielen beschränkt sich das Schwarz auf die Seitenfelder und läßt das locomotorische Mittelfeld vollkommen frei. Bei andern aber überzieht es auch dieses; *Limax* und *Vitrina* mögen auf der einen, *Limacopsis* auf der anderen Seite stehen. Bei manchen, besonders vorderasiatischen Arten sehen wir, wie es allmählich vom seitlichen Rand gegen die Mitte vordringt, aber auf die Seitenfelder beschränkt bleibt. Als Neubildung muß es gelten, wenn eine *Daudebardia*, wie oben erwähnt, das Schwarz der Seitenfelder am Vorderende auch in einem Querstreifen über die Mittelsohle hinwegschiebt. Hier kann wohl nur die Haltung der Tiere in Betracht kommen, wie man sie oft genug beobachtet. Sie ziehen den Kopf ein und krümmen damit das Vorderende der Sohle nach oben. Somit wird das heraufgebogene Vorderende der Atmosphäre ausgesetzt, während die übrige Sohle dem Boden aufliegt. Und es kann wohl nur ein meteorischer Einfluß sein, der die Umfärbung erzeugt.

Wunderlich ist, daß unter Umständen in der Sohle von Aulacopoden ein Umschlag eintritt, indem das locomotorische Mittelfeld dunkler wird als die Seiten. Andeutungen finden sich bei manchen Ackerschnecken, auch bei kaukasischen Raublungenschnecken. Am ausgeprägtesten ist die Sache bei dem erwähnten weißen portugiesischen *Arion empiricorum Bocagei*, bei dem der schwarze Farbstoff sich nur an zwei Stellen erhalten hat, in den Augen und der Mittelsohle.

Noch auffallender liegt der Fall bei kaukasischen Ackerschnecken, bei denen das proximale Ende des Penis im ausgebildeten Zustande einen schwarzen Fleck hat, während das übrige Organ völlig pigmentfrei ist. Beim Gebrauch ist der dunkle Fleck zur äußersten Spitze des ausgestülpten Organs geworden, das dem stärksten Blutdruck unterliegt. Und ich halte es für zweifellos, daß die Abscheidung des schwarzen Flecks lediglich auf Rechnung der kurzen Einwirkung der Atmosphäre zu setzen ist. Dabei ist der Zustand hoher Erregung zu bedenken, in den das Tier

während der Copula versetzt ist. Das macht es wahrscheinlich, daß die schnelle Abscheidung des Pigments unter nervösem Einfluß steht, sei es unmittelbar während der Begattung, sei es noch länger nachwirkend.

Farbenwechsel.

Daß die schwarzen Chromatophoren der Haut unter Umständen auf nervösen Reiz Umlagerungen des Pigmentes ausführen, läßt sich mehrfach beweisen. Einmal hat Leydig den direkten Nachweis erbracht für den Zusammenhang von Farbzellen und Nervenfasern; sodann hat er die Umfärbung beobachtet bei *Amalia marginata*. Und da kommt sie auch nach meiner Erfahrung am leichtesten zur Anschauung. Sobald man die Tiere in der Gefangenschaft etwas vernachlässigt, werden sie sichtlich dunkler; die schwarzen Pigmentflecke, vorher als feine Spritzflecke konzentriert, dehnen sich über die ganze Haut aus. Leydig vergleicht die Erscheinung direkt mit dem Farbenwechsel der Amphibien.

Rote und gelbe Pigmente.

Die Zellen mit gelben, roten und bräunlichen Farbstoffen pflegen nicht fein verästelt zu sein, wie die schwarzen Chromatophoren. Sie beschränken sich wohl auch, wenigstens bis zu gewissem Grade, mehr auf die oberflächlichen Hautstellen, wiewohl sie andererseits, außer in den Farbdrüsen, meist auch weniger nahe an das Epithel und zwischen dessen Zellen herantreten.

Der naheliegenden Vermutung, welche sie den Lipochromen zurechnen möchte, widerspricht der Umstand, daß sie durch Alkohol nicht extrahiert werden. Doch ist über ihre wahre Natur nichts bekannt. Wenn ich sie in die Verwandtschaft der Guanin- und Harnsäureverbindungen stellte, so entspricht das mehr einem persönlichen Empfinden, das aus der Ähnlichkeit mancher derartigen Bindegewebsablagerungen entspringt, als einem chemischen Beweis*).

Inwieweit gesteigerte Wärme ihre Erzeugung begünstigt, kann etwas fraglich bleiben; jedenfalls treten sie zurück bei den rein schwarzen *Arion empiricorum* aus kalten Gebirgslagen. Sicher aber scheint es, daß ihre Abscheidung in Farbdrüsen durch zunehmende Wärme begünstigt wird. Die großen Formen des *Limax maximus*, welche das Orange dem abgeschiedenen Schleim beimischen, steigen in den Südalpen nur bis zu 400 und 500 m empor. Und doch fällt die bunte Abscheidung wieder weg bei den Vertretern derselben Gruppen um kaum einen Breitengrad weiter südlich und von da bis Unteritalien und Madeira. Als Parallele führe ich die Erfahrungen am *Arion empiricorum* an. In den wärmeren Lagen unserer Heimat erscheint er grellrot, ebenso wenn man Jugend-

*) Man könnte hier die Arbeit von A. Graf „über den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen" (Zool. Anz. XVIII. 1895) heranziehen. Hier soll dasselbe Excret entweder durch die Segmentalorgane nach außen befördert oder als Pigment in der Haut abgelagert werden.

formen aufzieht. Bei meinen Versuchen aber blieben sie weiß, wenn die Temperatur wochenlang über 20° C gesteigert wurde. Es läuft also auch hier auf ein Optimum hinaus. Und damit erklärt es sich ohne weiteres, daß bunte Excrete auch so nördlichen Formen wie unserem *Limax tenellus* nicht fremd sind.

Die Zuchtversuche zeigen eine bestimmte Abhängigkeit der Pigmentbildung vom Stoffwechsel. Die jungen, eben aus dem Ei geschlüpften *Arion empiricorum* sehen blaßgelb aus, mit lila gefärbtem Kopfende. Ob diese Komplementärfarben tiefere Bedeutung haben, steht noch dahin, wenn sie auch auffallend an die gleichen Gesetze bei den Schalen eupelagischer Prosobranchienlarven erinnern. Hier kommt es mir auf eine andere Seite an. Die Jungen findet man den Winter über unter dem Schnee im Laube versteckt, entweder in derselben Anfangsfärbung oder aber mit bereits geschwärzten Kopfende und schwärzlich angelegter Stammbinde, wobei das Orange zu lichtem Gelb abgeblaßt ist. Diese Tiere sind ein wenig größer. Und es ergibt sich, daß sie bereits Nahrung zu sich genommen haben. Mit anderen Worten: die äußeren Einflüsse machen sich erst dann geltend, wenn die junge Schnecke bereits zu stärkerem Stoffwechsel, der sich nicht allein auf die Atmung beschränkt, übergegangen ist.

Sonst zeigt sich an derselben Art der Einfluß der Wärme auch darin, daß die Jungen der dunkeln portugiesischen Südform mit lebhafterem Orange oder Rot zur Welt kommen als die mitteleuropäischen.

Diffuses Rot.

Abgesehen von den lokalisierten roten Pigmenten findet sich der Fall, daß die ganze Schnecke in allen ihren einzelnen Organen durch und durch rot gefärbt ist. Hier scheint die tiefstgreifende Beeinflussung der gesamten Konstitution mit der Abscheidung des Farbstoffs verbunden zu sein, und zwar im Zusammenhange mit trocknem Steppen- und Wüstenklima. Dafür spricht die Verbreitung der Erscheinung bei der centralasiatischen Ackerschnecke, *Agriolimax Fedtschenkoi*, bei der turkestanischen *Parmacella*, beim *Limax arborum* von den Kanaren u. dgl. m.

Übergänge zwischen bunten und schwarzen Pigmenten.

Wiewohl beide Pigmentgruppen sich in ihren Extremen wesentlich verschieden verhalten, so scheinen sie doch aus gemeinsamer Wurzel hervorgegangen zu sein. Dafür spricht zunächst dieselbe turkestanische *Parmacella*; denn sie kommt nicht nur in der roten Varietät vor, sondern auch in einer schiefergrauen (1660), bei der das Pigment in gleicher Weise alle inneren und äußeren Organe durchsetzt.

Man kann indes wohl ebenso die Gattungen deuten, bei denen die nordischen Formen schwarz, die südlichen aber gelb oder ockerig gefärbt sind. Hierher gehören etwa manche *Amalia*-Arten aus dem Mediterrangebiet, denen dunkle gegenüberstehen, oder unsere dunklen Daudebardien

gegenüber den bräunlichen Libanien des östlichen Mittelmeergebietes und den Testacellen des westlichen oder die armenischen Vertreter der Gattung *Limax*, die sämtlich bräunlich aussehen.

Grüne Färbung.

Der lebhaft grüne Ton, den der noch nicht erwachsene *Limax coerulans* bisweilen zeigt und der schließlich in lebhaftes Blau oder stumpfes Schwarz umschlägt, dürfte auf einem Zusammenwirken von gelbem mit blauem oder schwarzem Pigment beruhen. Von grünen Gehäuseschnecken der Tropen ist leider nicht bekannt, wie die Färbung zustande kommt. Krautfressende Formen, die im Alkohol oft grün aussehen, sind mit Vorsicht zu betrachten, da es sich häufig um gelöstes Chlorophyll handelt, das die Haut durchsetzt.

2. Ablagerung von Conchin in der Haut.

Bei den Parmacellen von Turkestan, und nur hier, liegt in der mittleren Höhe des Mantelgewebes, am Anfange der Kappe oder des linken Nackenlappens, ein eigentümliches Skelettgewebe in einem wagerechten Halbmonde gerade über der Leiste, die ich für das Osphradium halte. Es bildet sich erst in späterem Reifezustand aus und fehlt den jungen völlig. Die Entstehung geht von der Abscheidung kleinster, blasser Körperchen aus, die stark tinktionsfähig sind und allmählich zu braunen, homogenen Blättchen sich umwandeln und zusammenfließen, die nur als Conchin gedeutet werden mögen. Sehr viele solcher Conchinblättchen liegen zusammengedrängt aneinander, so daß man beim Herauspräparieren eine kautschukartige Masse vor sich zu haben glaubt.

Dieses innere Conchingerüst gibt der Muskulatur über der Leiste festeren Halt (s. u.).

Jacobi fand bei *Amphidromus* Einlagerungen von Conchin in der äußeren Bedeckung des Eingeweidesackes, sowie in vielen inneren Organen, Leber, Niere, Enddarm, Pericard usw. Doch scheint hier nähere Untersuchung erwünscht.

e) Die Muskulatur.

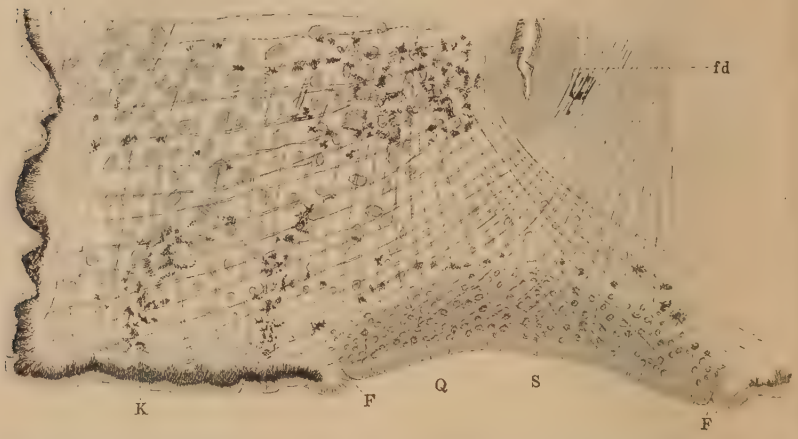
Die Norm ist wohl, daß die Muskelfasern, einzeln oder in Bündel geordnet, die Haut gleichmäßig durchsetzen und nur an der Gleitsohle sich häufen. Wir haben eben den typischen „Hautmuskelschlauch" vor uns.

Das Schema erleidet aber mancherlei Abweichungen, je nachdem eine drüsenreiche Bindegewebsschicht die Muskulatur verdrängt oder dgl. So unterscheidet Plate (959) bei den Janelliden eine oberflächliche, reticuläre und eine tiefere, muskulöse Lage und betrachtet das Bild als das normale. Die muskulöse läßt er vorwiegend aus Querfasern bestehen. Bei zwei Arten von *Oncidiella*, *O. marginata* und *coquimbensis*, fand v. Wissel (1054) zwei verschiedene, aus Quer- und Längsfasern gebildete Muskelschichten; die eine liegt unmittelbar unter dem Epithel, die andere begrenzt die Leibeshöhle. Beide werden getrennt durch eine dicke Lage reticulären Bindegewebes, das nur wenige Muskelfasern enthält. Nach dem Rücken zu aber

schwindet die äußere Schicht, so daß die reticuläre an das Epithel stößt und das von Plate geschilderte Schema herauskommt. Bei *O. juan-fernandeziana* dagegen, der sich *O. celtica* nach Joyeux-Laffuies Beschreibung anschließt, ist die Struktur eine durchaus andere. Der ganze Mantel besteht aus einem gleichmäßigen Filz von mit Bindegewebselementen durchsetzten Muskelfasern.

Ähnliche Differenzen zeigten mir früher zwei *Vaginula*-Arten (1013). *V. Leydigi* ließ drei Schichten unterscheiden, die Drüsen-, die Schleimschicht und die Spongiosa. Letztere setzte sich aus dem Muskel- und Bindegewebsfilz zusammen. Bei *V. Hedleyi* aber bildete das ganze Integument den gleichmäßigen Filz, der von den Schleimkanälen (s. o.) durchsetzt

Fig. 46.



Querschnitt durch die Sohle von *Limax maximus*. *F* Rinnen, welche das locomotorische Mittelfeld *S* abschließen. *fd* Fußdrüse. *K* Kalk. *Q* Querschnitt durch Längsmuskelbündel. Nach Simroth.

wurde. Die Muskelbündel waren regelmäßig geordnet. Ein Querschnitt zeigte die Durchschnitte der Längsbündel, dazu in der Fläche vertikale und horizontale oder transversale Bündel, dazu diagonale, die sich gegenseitig unter 90° und mit andern unter 45° kreuzten. Und das führt wohl auf das normale Schema, wie es im wesentlichen auch den Turbellarien zukommt.

Am besten erkennt man es vielleicht an einem Querschnitt durch eine Nacktschnecke, der die Fußdrüse trifft. Hier lassen sich die Elemente zunächst auf die drei Richtungen des Raumes zurückführen: wir haben longitudinale, vertikale und transversale Fasern. Die vertikalen aber gehen, je mehr sie sich der Medianlinie nähern, um so stärker nach der andern Hälfte aus, so daß das der Mitte zunächst gelegene Bündel der rechten Seite den linken Fußrand treffen würde und umgekehrt. So kommen die diagonalen Richtungen heraus. Eine Abweichung besteht

namentlich darin, daß über die Gleitfläche, bei dem Aulacopod also in der Mittelsohle, sich die Muskelbündel häufen und namentlich die longitudinalen unter dem Epithel gewaltig an Menge zunehmen. Auch Biedermann überzeugte sich neuerdings, daß das locomotorische Mittelfeld der Ackerschnecke in erster Linie Längsmuskelbündel enthält (689 und 690).

Das gleiche Bild wie *Limax* würde ein Querschnitt durch *Ancylus* ergeben, wie ihn André wiedergibt (661). Hier besteht nur der Unterschied, daß die senkrechten Fasern, die nach unten unter gegenseitiger Durchkreuzung ausstrahlen, sich unmittelbar als die Elemente des Schalenmuskels darstellen (s. u.).

Bei *Limax* haben diese gekreuzten Muskeln die eigenartige Wirkung, daß die schwarzen Seitenfelder einander bis zur Berührung genähert werden können in wagerechter Linie. Das locomotorische Mittelfeld sinkt dann ein und wird vollkommen versteckt.

Fig. 47.

Links: Mitte und Hinterende des *Oncidium nangkauriense*, von unten. Vergr. 5 : 2. Rechts: Sohlenteile einer *Vaginula* von Madagascar. Vergr. 2 : 1. Links nach Plate. Rechts Original.

An der Sohle eines in Wasser erstickten *Limax*, bei dem sich das Mittelfeld durch besonders starke Quellung nach außen vorwölbt, überzeugt man sich, daß die Längsmuskelbündel keineswegs in ganzer Länge der Sohlenfläche parallel laufen; vielmehr senken sich die Enden allmählich nach unten und fallen unter spitzem Winkel ins Epithel ein.

Außer diesen regelrecht gerichteten Muskelbündeln verlaufen zwischen den subepithelialen Drüsen noch allerlei einzelne Fasern. Sie sind es wohl, welche, am stärksten wieder in den Runzeln unserer größten Nacktschnecken, energisch pulsierende Bewegungen veranlassen, als wenn die ganze Rückenhaut ein Lymphherz wäre. Daß der Kiel, wo er ausgebildet ist, am muskelärmsten bleibt, wurde oben erwähnt. In der Umgrenzung der Leibeshöhle überwiegen die Quermuskeln; man sieht sie am deutlichsten in der dünnen Decke über einer eingesenkten Fußdrüse.

Bei den Soleoliferen werden die kleinen Querleisten der Sohle, die Soleolae, deren scharfe Ränder an ihrer Hinterseite liegen, vom Hautmuskelschlauch aus hauptsächlich mit Fasern versorgt, welche nur wenig

von der senkrechten Richtung abweichen. Sie dürften auf Längsfasern zurückzuführen sein, die sich nach vorn und unten ins Epithel abzweigen.

Die Querleisten betragen bei den Vaginuliden nur einen Bruchteil eines Millimeters. Sie ziehen nicht durchweg normal über die Sohle, sondern hier und da ist eine eingeschaltet, die vom Rande her nur etwa bis zur Mitte reicht (Textfig. 47 rechts). Dieser Verlauf erinnert an das Bild, das wir durch Plate von den Oncidien kennen, nur daß es weit gröber ist (Textfig. 47 links). Aber das Prinzip ist das gleiche. Die Längsfurchen, welche außerdem die kurzen Zwischenräume zwischen den Querfurchen überbrücken, können wohl nur durch den vorwiegend der Längsrichtung folgenden Verlauf der nach dem Sohlenepithel herabziehenden Muskelfasern erklärt werden.

Atopos hat ein Stück hinter dem Kopf in dem ventralen Hautmuskelschlauch eine eigenartige Verdickung, die knotenartig in die Leibeshöhle vorspringt (1014). Babor meint, daß es sich um eine saugnapfartige Anlage handele zum Bewältigen der Beute.

Histologisches.

Beinahe selbstverständlich ist der Bau der einzelnen Muskelfaser. Sie ist eine einzelne Zelle, deren Plasmarest mit dem Kern sich auf das Innere zurückgezogen hat und rings von dem contractilen Mantel umgeben wird. Um so auffallender klingt Plates ausdrückliche Versicherung, daß bei den Janelliden der Kern außen liegt. Darin würde eine so merkwürdige Sonderstellung liegen, daß man einerseits die Sache möglichst nachprüfen sollte, ob wirklich alle Fasern in der Familie diese Struktur haben, und wenn das der Fall ist, andererseits auch bei anderen Gruppen gründlich Umschau halten sollte nach Parallelen oder Übergängen.

Ich sah die zugespitzten Faserenden bisweilen sich in mehrere spalten, bisweilen fest mit anderen Zellen verschmelzen.

Die Muskelelemente hat man im allgemeinen den glatten Fasern zuzurechnen. Doch fehlt es nicht an Anklängen zur Querstreifung. In angeschwollenen Muskelbäuchen erkennt man Längsfibrillen, die weiter in regelmäßigen Abständen sich knopfartig verdicken. Und da die Anschwellungen der verschiedenen Fibrillen alle in denselben Querebenen liegen, so kommt das Bild der quergestreiften Faser zustande. Und es entspricht wohl wirklichen Verbindungen der Punkte in diesen Querebenen, wenn man gelegentlich bei Maceration einen Teil der Faser in Scheiben oder Discs zerfallen sieht.

Losgelöste Muskelbündel.

Bei den beschalten Schnecken hat man wohl die senkrechten Faserbündel des Hautmuskelschlauchs in erster Linie vom Mantel und von der Schale aus abzuleiten. Dann wird naturgemäß die rein vertikale Richtung in der Weise verändert, daß diese Bündel von der Spindel nach vorn,

unten und hinten auseinanderstrahlen. Das typische Querschnittsbild würde also bloß unterhalb der Spindel zustande kommen.

Bei den Basommatophoren haben wir als Spindelmuskel nur eine columellare Verdickung der Hautmuskulatur, kein losgelöstes Bündel, und solche fehlen bei ihnen durchweg, mit Ausnahme etwa des Pharynx.

Um so reicher ist die Ausbildung freier Muskeln bei den Stylommatophoren. Sie dürften etwa die folgenden sein, soweit Ursprung aus dem Hautmuskelschlauch in Frage kommt:

Der Spindelmuskel oder Columellaris mit verschiedenen Komponenten,
für den Fuß,
für den Pharynx,
für die Kopfhaut,
für die Tentakel,
bisweilen auch für Teile der Genitalien.

Hilfsmuskeln für die Tentakel, vorn in der Umgebung des Mundes.

Muskeln für den Pharynx, in sehr verschiedener Ausbildung.

Ein oder mehrere Penisretraktoren.

Muskeln für andere Teile der Geschlechtswege, Retentoren oder Retensoren, und zwar für ganz verschiedene Organe,

teils für das Atrium genitale, teils für den Oviduct, teils für den Pfeilsack oder die Pfeildrüse, teils für den Gang der Bursa copulatrix.

Man darf vermutlich alle diese Muskeln in zwei Gruppen teilen, den Spindelmuskel und sekundäre Bündel am Kopf. Über die phyletische Ableitung s. u.

Der Spindelmuskel oder Columellaris.

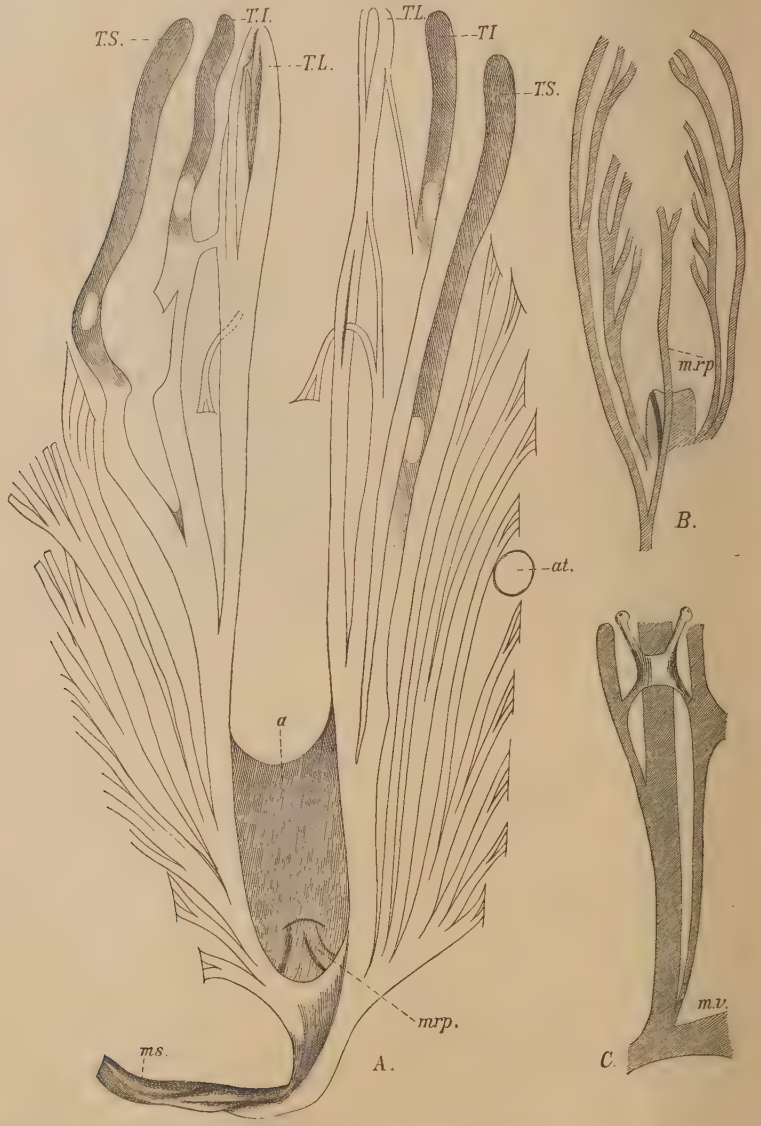
Man hat normalerweise von den Gehäuseschnecken auszugehen. Die übrigen sind von ihnen abzuleiten.

Der Columellaris der Gehäuseschnecken.

Von *Eucalodium* geben Strebel und Pfeffer (1688) eine verhältnismäßig einfache, aber bezeichnende Zusammensetzung an (Textfig. 48 *C*). Die gemeinsame Wurzel spaltet sich zunächst in zwei Zweige, wovon der rechte zur rechten Seite des Kopfes geht. Der linke, stärkere spaltet sich erst später in den mittleren Pharynxretractor und den Zweig für die linke Kopfseite, außerdem aber gibt die Wurzel noch einen kräftigen Zweig ab für die Genitalien (m. v.). Hier haben wir nicht nur die Vereinigung des Genitalretractors mit dem Columellaris, sondern zugleich noch in den übrigen Zweigen die Asymmetrie, die sehr häufig gerade in diesem Organ noch zum Ausdruck kommt. Eine Besonderheit liegt in den Kopfretractoren insofern, als diese Zweige nicht geradenwegs zu den Tentakeln gehen, sondern unmittelbar an der Kopfhaut anfassen, an der Basis der Ommatophoren. Sie geben vorher einen medialen Zweig zu einer Muskelplatte, die über dem Schlundring liegt, und von dieser erhalten erst die Ommatophoren ihre eigenen Muskeln. Ähnlich ist es mit dem Spindelmuskel von *Neohyalimax* (1017). Er

spaltet sich in zwei mediale Bündel für den Schlundkopf und zwei laterale für die Kopfhaut. Von ihnen lösen sich erst sekundär die feinen Ommatophorenmuskeln ab. Ähnlich beschreibt es Wiegmann für die

Fig. 48.



Spindelmuskel von *A. Glandina sowerbyana* Pf. *B. Glandina algira. C. Eucalodium edwardsianum. a* Verbindende Mesenchymmembran, unter welcher die Pharynxmuskeln entlang ziehen. *at.* Atrium genitale. *mrp.* Pharynxmuskel. *ms.* Wurzel des Spindelmuskels. *m.v.* Muskel für die Scheide. *T.I.* Muskel für die kleinen, *T.S.* für die großen *T.L.* für die Mundfühler. *A* und *C* nach Strebel und Pfeffer. *B* nach Simroth.

Ennea-Gruppe *Edentulina* von den Seychellen (1539). Ob sich in dieser Anordnung, die nicht verbreitet ist, ein primärer Zustand ausspricht oder ein sekundärer, ist zunächst kaum auszumachen. Doch könnte die Annahme, daß der Ommatophorenretractor sich erst nachträglich herausbildete, sein wechselndes Verhältnis zum Penisretractor erklären (s. u.).

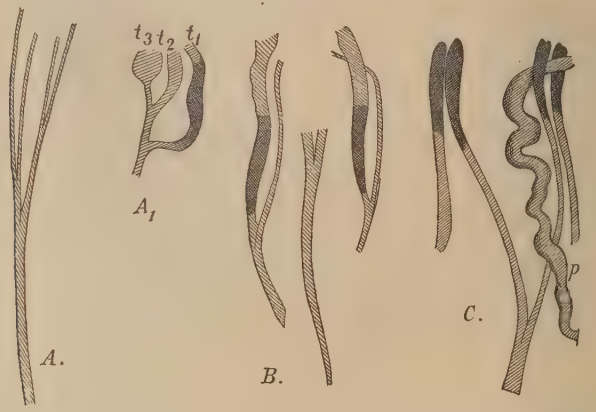
Sehr reich ist die Verzweigung des Spindelmuskels bei *Glandina;* dazu lassen die verschiedenen Arten einen Fortschritt in der Sonderung erkennen. Die mexikanische *Gl. sowerbyana* hat noch eine einheitliche Wurzel, die sich gleichmäßig nach beiden Seiten spaltet (Textfig. 48 *A*). Jederseits gehen erst eine Anzahl Äste nach außen ab, die in den Fuß eindringen, dann kommen die medialen Äste für die Tentakel, und zwar für den oberen, den unteren und den bei dieser Gattung besonders beweglichen Lippenfühler. Hier beginnt die Asymmetrie. Rechts spaltet sich zunächst der Ommatophorenretractor ab, links bleibt er länger mit dem für den unteren Fühler vereinigt. Doch fehlen die Untersuchungen, wieweit es sich in solcher feineren Ausarbeitung um spezifische, wieweit es sich um individuelle Eigenheiten handelt. In der Mitte entspringen dann die beiden Bündel für den Pharynx, die unter einer Mesenchymmembran nach vorn verlaufen. Bei unserer europäischen *Glandina algira* (Textfig. 48 *B*) greifen Spaltung und Asymmetrie bis in die Wurzel zurück (1656). Der linke Fühlermuskel, vereinigt mit dem erst viel weiter unten gegabelten Pharynxretractor, lösen sich zuerst weiter oben an der Spindel los, der rechte Fühlermuskel bleibt mit dem Bündel, das in den Fuß ausstrahlt, länger vereinigt, und dieser Ast ist symmetrisch zu dem für die linke Fußhälfte. Die mexikanische Art zeigt in der weiteren Verzweigung noch manche Besonderheiten, auch die Fühlermuskeln geben nach rechts und links ein Bündel in den Fuß ab, und die Art und Weise, wie es links frei nach unten zieht, rechts aber durch eine Spalte des innersten Bündels hindurchtritt, beweist, daß sich hier nachträglich noch Spaltungen und Verschmelzungen geltend machen, die im Gebiete der beiden Bündel für die unteren und die Lippententakel verschiedenen Ausdruck finden. Sie liegen wohl in den vereinzelten Muskelfasern begründet, welche die Bindegewebszüge und -stränge des Mesenchyms durchziehen und zu mancherlei Unregelmäßigkeiten führen.

Bei der *Gl. algira* kann man gleich noch an der Wurzel einen kräftigen Schwanzretractor unterscheiden, indem die nach hinten und unten ziehenden Anteile des Spindelmuskels sich zunächst schärfer zusammenschließen. Ähnlich ist es bei der Helicide *Amphidromus* nach Collinge und Jacobi. Er schließt sich an die Glandinen im allgemeinen an, aber doch mit Differenzen. Fuß- und Fühlermuskeln bilden rechts wie links einen gemeinsamen Stamm, zwischen ihnen entspringt der Pharynxmuskel, alle mit Besonderheiten. Der linke Stamm entsteht aus zwei Wurzeln, die erst nachträglich verschmelzen. Die Stämme geben nacheinander zwei Bündel ab, die sich im Fuß verzweigen — Jacobi unterscheidet danach Sohlen- und Seitenmuskel (827) —, nachher gabeln

sie sich für die beiden Fühler. Der Pharynxmuskel ist auffällig genug; er spaltet sich zum Schluß in drei Äste, einen medianen und zwei laterale, und so faßt er am Schlundkopf an, während sonst das mediane Bündel zu fehlen pflegt.

Im großen und ganzen haben wir bei *Glandina* und *Amphidromus* die höchste Sonderung, die sich bei Gehäuseschnecken findet, während *Eucalodium* einen besonders einfachen Typus darstellt. Zwischen diesen Extremen schwankt die Sonderung hin und her; die Clausilien z. B. haben den Schwanzmuskel gut gesondert und sind dadurch von *Eucalodium* verschieden. Im einzelnen fehlt es an der Durcharbeitung.

Fig. 49.



Columellaris von *A. Ostracolethe*. A_1 die Verzweigung des rechten Tentakelmuskels. *B Hyalina nitens*. *C Trigonochlamys imitatrix* unter Weglassung des Pharynxretractors, der mit dem Ommatophorenretractor eine gemeinsame Wurzel hat. t_1 oberes, t_2 unteres, t_3 Lippententakel. *p* Penis. Nach Simroth.

Der Columellaris bei oxygnathen Nacktschnecken und Testacelliden.

Besondere Abweichungen finden sich wieder bei den Nacktschnecken doch ohne scharfe Grenze, ebenso bei den Testacelliden s. s. Bei ihnen allen fallen getrennte Bündel für den Fuß weg. Die Limaciden und Urocycliden, die sich etwa an die Vitriniden anschließen, haben immer einen einheitlichen Columellaris, der aus Tentakel- und Pharynxmuskeln sich zusammensetzt. Die einheitliche Wurzel ist von wechselnder Länge; sie befestigt sich an dem flachen Schälchen da, wo die Spindelstelle zu suchen wäre. Unter Umständen sitzt die Insertion in einer Grube, die sich aus sekundärer Verdickung der Schale erklärt, bei *Mesolimax* u. a. (1660). Dabei können die beiden Pharynxbündel sich auf eine Strecke hin vereinigen, oder sie sind von Anfang an getrennt und verschmelzen zunächst mit dem Tentakelmuskel auf ihrer Seite, wie bei *Ostracolethe*. Die

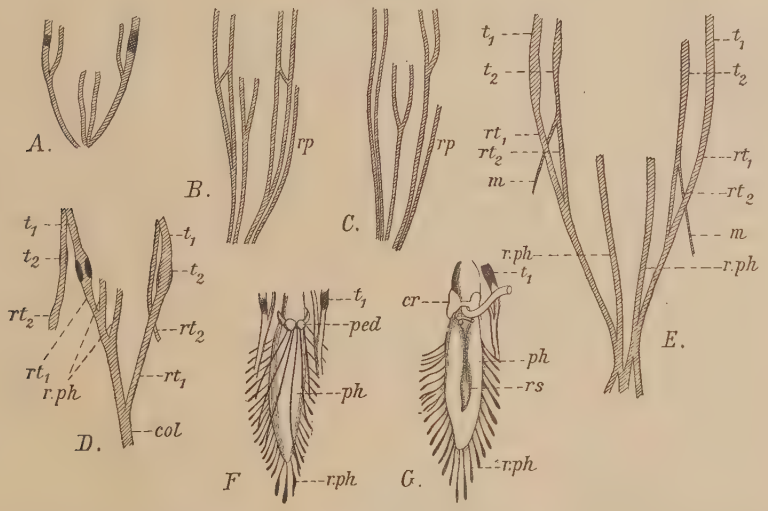
Hyalinen sind Schalenschnecken, bei denen der Spindelmuskel bereits in die einzelnen Komponenten, jeder mit völlig getrenntem Ursprung, zerfallen ist. In den Ursprungsstellen zeigt sich wieder die Asymmetrie.

Einen auffallenden Reichtum in den Umbildungen zeigen die Testacelliden.

Bei *Plutonia* (Textfig. 50 *A*) entspringen die Fühler- und Pharynxmuskeln, letztere von Anfang an getrennt, dicht beieinander. Ein Penisretractor fehlt.

Unsere Daudebardien verhalten sich ähnlich (Textfig. 50 *B* und *C*), doch

Fig. 50.



Columellaris von Raublungenschnecken. *A Plutonia atlantica. B Daudebardia rufa* und *brevipes. C Daudebardia Lederi. D Hyrcanolestes Valentini. E Pseudomilax Ananowi. F Selenochlamys pallida*, von unten, mit Einzeichnung der Pedalganglien und Fußnerven. *G* dasselbe von oben mit den Cerebralganglien. *col* Spindelmuskel. *cr* Cerebralganglien. *m* Freie Muskeln für die unteren Tentakel. *ped* Pedalganglien. *ph* Pharynx. *rp* Penisretractor. *r.ph* Pharynxretractor. *rs* Radulascheide. rt_1 Retractor des großen, rt_2 des kleinen Fühlers. t_1 großer, t_2 kleiner Fühler. Nach Simroth.

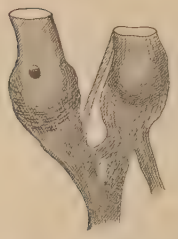
so, daß sich der Penisretractor noch als echter Zweig des Spindelmuskels darstellt. Der Pharynxmuskel gabelt sich erst spät. Zwischen den Muskeln für das große und kleine Tentakel bildet sich bei *D. rufa* und *brevipes* eine Muskelanastomose aus, die bei *D. Lederi* fehlt.

Die Anastomosen steigern sich bei *D. Heydeni* (Textfig. 51); dazu erhält das kleine Tentakel einen gesonderten supplementären Retractor aus der Haut (1012).

Von hier aus führen mehrere Richtungen weiter, doch so, daß sich nirgends eine fortlaufende Kette bilden läßt, sondern jede Gattung selbständig aus der gemeinsamen Wurzel entstanden zu denken ist.

Pseudomilax (1066) zeigt das Bild der *Daudebardia Heydeni*, doch hat der Penisretractor, stark verkürzt, seinen Ursprung weit nach vorn verlegt. Die Pharynxretractoren sind dazu von Anfang an getrennt. Der supplementäre Muskel für das kleine Tentakel ist vorhanden.

Fig. 51.



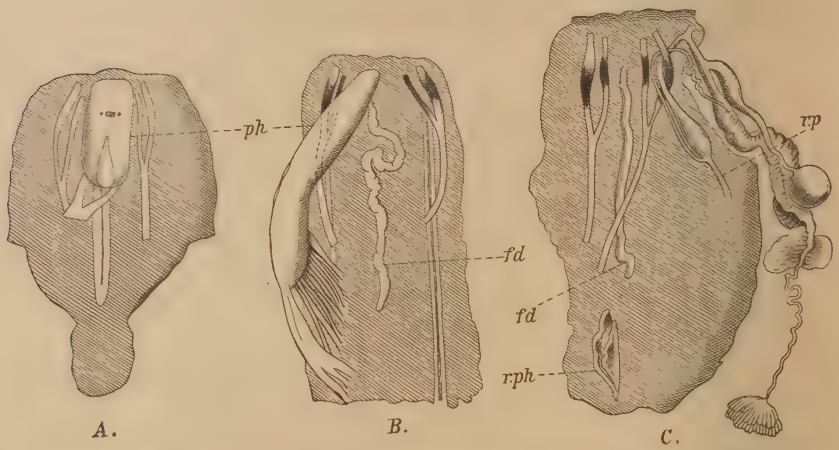
Linke Tentakelmuskeln von *Daudebardia Heydeni*. Das kleine Tentakel erhält einen besonderen Retractor. Nach Simroth.

Hyrcanolestes (Textfig. 50 *D*) ist in dieser Linie weitergegangen, denn die kleinen Fühler haben nur noch den supplementären Retractor für sich, die Verbindung mit dem gemeinsamen Fühlerretractor ist geschwunden. Andererseits zeigt gerade diese Form im Spindelmuskel noch ursprünglichere Züge; er hat einen gemeinsamen Stamm für die Augenträger- und Pharynxretractoren, die letzteren lösen sich erst nacheinander los, und zwar in starker Asymmetrie vom linken Ommatophorenmuskel.

Hier kann *Trigonochlamys* angeschlossen werden (Textfig. 49 *C*). Doch entspringt bei ihr der Pharynxmuskel, der in der Figur ausgelassen ist, selbständig aus der Wurzel der Tentakelretractoren.

Sehr charakteristisch ist die Umbildung in der Reihe *Daudebardia-Libania-Testacella*. Hier hat die Verlängerung des Vorderkörpers infolge

Fig. 52.



Columellaris von Testacelliden s. s. *A Daudebardia* (*Libania*) *Saulzyi*. *B Testacella haliotidea*. *C. Testacella Maugei*. Alle mit der Fußdrüse, *C* auch mit dem Geschlechtsapparat. *fd* Fußdrüse. *ph* Pharynx. *r.p* Penisretractor. *r.ph* Pharynxretractor. Nach Simroth.

der Pharynxvergrößerung umgestaltend gewirkt, und zwar wieder so, daß eine fortlaufende Kette sich nicht formieren läßt. Bei *Libania* (*Daudebardia*) *Saulzyi* vom östlichen Mittelmeerbecken sind alle Wurzeln zunächst von

der Schale entfernt und nach vorn gerückt. Und wie sich bei den echten Daudebardien der Pharynxmuskel an den linken Tentakelretractor hält (Textfig. 50), so entspringen auch bei *Libania* beide gemeinsam links vom Boden der Leibeshöhle, wo er in die Seitenwand umbiegt (Textfig. 52 *A*). Der rechte Fühlermuskel beginnt auf der Gegenseite rechts, etwas mehr nach hinten. Man hat ihn wohl nicht als supplementären Muskel zu betrachten, sondern als den losgelösten, verlagerten rechten Tentakelzweig des Columellaris. Nur der Penisretractor, der sonst am leichtesten wegrückt, entspringt noch hinten neben dem Enddarm an der ursprünglichen Stelle. Unter den Testacellen zeigt die Westform, *Testacella Maugei* den Weg, den die *Libania* gegangen ist, noch an, denn noch entspringt auch hier der rechte Tentakelmuskel von der linken Seite der Leibeshöhle (Textfig. 52 *C*). Der Pharynxretractor jedoch, wenigstens das hinterste Bündel, kommt vom Hintergrunde der Leibeshöhle, aus der Nachbarschaft der Schale. Es entspricht das der starken Verlängerung des Pharynx, und es wird schwer auszumachen sein, ob dieser anscheinend normale Ursprung des Pharynxretractors die ursprüngliche Lage behalten oder erst sekundär wieder gewonnen hat. *Testacella haliotidea* (Textfig. 52 *B*) hat den Pharynxmuskel in gleicher Lage, aber der rechte Tentakelretractor ist an die rechte Seite der Leibeshöhle gerückt wie bei *Libania*.

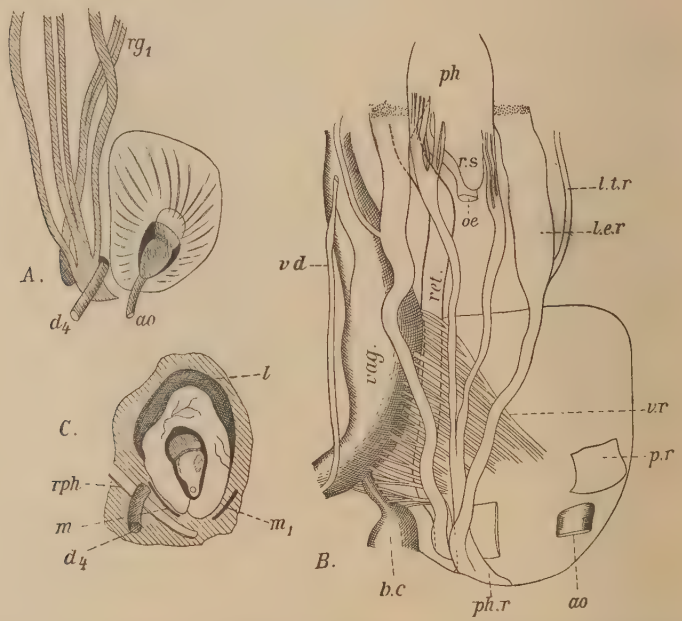
Die kleine *Selenochlamys* (Textfig. 50 *F*—*G*) könnte man hier anschließen. Ihre Fühlermuskeln entspringen symmetrisch rechts und links. Der eigentliche Pharynxmuskel kommt vom Hintergrunde der Leibeshöhle. Er läßt sich aber nicht mehr unterscheiden von den sekundären Muskeln der Mundmasse, welche sich rings quer hinüberspannen zur seitlichen Körperwand. Durch sie wird die Leibeshöhle völlig in eine obere und eine untere Kammer geschieden. Die untere enthält die Pedalganglien mit ihren Nerven, wie die Figur zeigt.

Der Columellaris der Arioniden.

Bei ihnen lassen sich die verschiedensten Stufen der Umlagerung feststellen. Als Ausgangspunkt kann man vielleicht eine der amerikanischen Formen, *Zacoleus* oder *Ariolimax* (Textfig. 53 *A*), nehmen. Noch hat hier der Spindelmuskel eine kurze gemeinsame Wurzel, höchstens hat sich der rechte Fühlermuskel ein wenig gesondert. Der Pharynxretractor bleibt noch eine Strecke weit ungeteilt. Die Fühlermuskeln spalten sich für die großen und kleinen Fühler. Als ein neues Element, das mit aus dem Columellaris hervorgegangen ist und seinen Ursprung teilt, tritt ein Retensor auf, der nach meiner Darstellung zu der dicht am Kopf gelegenen Genitalöffnung, nach der Pilsbrys zum Kopfe selbst geht (953). Seine Aufgabe ist jedenfalls, das Integument bei dem starken Blutdruck während der Copula am zu weiten Vorstülpen zu verhindern. Die Differenzen erklären sich wohl aus den verschiedenen Arten der gleichen Gattung, die wir vorhatten. Der Penisretractor (*p. r.*) hat sich allein aus dem Verbande des Columellaris gelöst

und entspringt getrennt vom Diaphragma, von dem auch ein starker Retractor, dem Mesenchym selbständig entsprossen, zur Vagina zieht (Textfig. 53 *B*). — Der amerikanische *Prophysaon* schließt sich hier an, indem der Pharynxmuskel und die Fühlermuskeln auseinandertreten; sie entspringen am hinteren Umfang des Diaphragmas (Textfig. 53 *C*). Ähnlich ist es bei unserem *Arion*, der, wie *Prophysaon*, den Penisretractor ganz eingebüßt hat. *Anadenus* zeigt in seinen Arten für sich Übergänge.

Fig. 53.



Columellaris von einfacheren Stufen der Arioniden. *A Ariolimax californicus.* Neben dem Spindelmuskel Niere und Herz. *ao* Aorta. d_4 Enddarm. rg_1 Genitalretractor oder Retensor. *B Ariolimax columbianus.* *ao* Aorta. *b.c* Bursa copulatrix. *l.e.r* Linker Ommatophorenretractor. *l.t.r* Linker Fühlerretractor. *oe* Oesophagus. *ph.r* Pharynxretractor. *p.r* Penisretractor. *ret.* Retensor. *r.s* Radulascheide. *vag.* Vagina. *vd* vas deferens. *C Prophysaon Hemphilli.* d_4 Enddarm. *m* und m_1 Insertionen der Tentakelmuskeln. *rph* Pharynxretractor. *A* und *C* nach Simroth. *B* nach Pilsbry.

A. altivagus hat nach Pilsbry die Muskeln für die Tentakel und den Pharynx sämtlich weit getrennt (Textfig. 54 *A*); beim *A. giganteus* fand ich den Pharynxretractor mit dem rechten Tentakelretractor zusammen entspringend.

Geomalacus kann man etwa mit dem *Anadenus altivagus* auf eine Stufe stellen, doch hat sich der Pharynxmuskel weiter von dem Diaphragma entfernt und nach rückwärts verlagert (1656). Noch viel weiter hinten, fast am Körperende, liegt die Insertion des Genitalretractors (Textfig. 54 *B*).

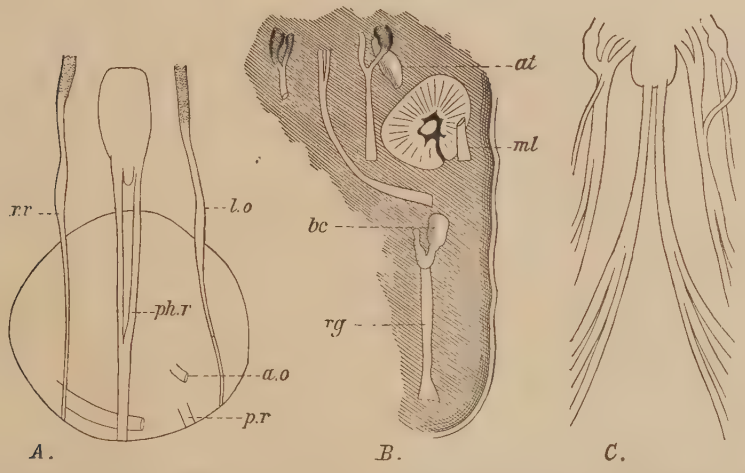
Eigenartig ist endlich die Umbildung bei *Philomycus.* Indem das Diaphragma sich nach hinten über die ganze Rückenfläche ausdehnte.

trennte es nicht nur die Fühlerretractoren, sondern auch den Pharynxmuskel in gesonderte Bündel, die jetzt symmetrisch rechts und links vom Rande des Bodens der Leibeshöhle entspringen (Textfig. 54 *C*). Damit ist das Maximum der Zerlegung in der Gruppe erreicht. Supplementäre Bündel treten für die Fühlermuskeln hinzu, und diese letzteren verhalten sich rechts und links abweichend, da rechts der Penis sich zwischen großem und kleinem Tentakel hindurchwindet.

Janelliden und Soleoliferen.

Die Janelliden und Soleoliferen zeigen im erwachsenen Zustande, der auf die Muskulatur hin allein geprüft ist, anscheinend gar keinen Rest

Fig. 54.



Collumelaris vieler umgebildeter Arioniden. *A Anadenus altivagus*. *ao* Aorta. *ph.r* Pharynxretractor. *p.r* Penisretractor. *l.r* linker, *r.r* rechter Tentakelmuskel. *B Geomalacus maculosus*. *at* Atrium genitale. *bc* Bursa copulatrix. *ml* linker Tentakelmuskel. *rg* Genitalretractor. *C Philomycus*. *A* nach Pilsbry. *B* nach Simroth. *C* Original.

mehr vom Spindelmuskel. Ob etwa die Tentakelmuskeln noch aus ihm entstammen, bleibt fraglich. Bei *Atopos* entspringen sie seitlich vom Leibeshöhlenboden, der linke etwas weiter hinten als der rechte; vorn gabeln sie sich für die beiden Tentakelpaare.

Die verschiedenen sekundären Fühlermuskeln, die hier noch vorkommen, werden bei den Sinneswerkzeugen abgehandelt, ebenso die mancherlei z. T. komplizierten Bündel, die namentlich am Schlundkopf auftreten (s. u.).

Der Penisretractor.

Wie sowohl *Eucalodium* als die Daudebardien zeigen (s. o.), ist auch der Genitalretractor anfangs ein Bündel des Spindelmuskels. In den meisten Fällen rückt aber sein Ursprung weg, bald an das Diaphragma,

bald an den Hautmuskelschlauch. Auffallend ist besonders sein Verhalten zu den rechten Tentakelmuskeln. Meist bedingt durch die mehr nach hinten oder vorn geschobene Geschlechtsöffnung, läuft der Penis mit seinem Retractor einfach neben dem Fühlerretractor hin, ohne zu ihm in Beziehung zu treten, oder aber er kreuzt sich mit dem Ommatophorenretractor, indem er sich zwischen beiden Tentakelmuskeln hindurchschlingt. Bisweilen tritt die Verschiedenheit bei ganz nahe verwandten Formen und bei gleicher vorderer Lage des Genitalporus ein, wie bei *Limax* mit und bei *Agriolimax* ohne die Kreuzung. Noch ist es nicht erklärt, woher die Kreuzung kommt. Nimmt man die Fühlermuskeln streng als Teile des Columellaris, dann darf man wohl die Penisretractoren selbst der eng zusammengehörigen Tiere nicht als homolog betrachten. Entweder also hat man die Ommatophorenretractoren als selbständige Muskelbündel zu betrachten, die sich erst nachträglich mit dem Spindelmuskel verbinden, oder die Inkongruenz beruht auf der verschiedenen Herkunft der bisher als homolog angesehenen Begattungswerkzeuge. Mir ist das letztere wahrscheinlicher (s. u.). Vielleicht kommen beide Faktoren in Frage.

Phyletische Deutung.

Der Hautmuskelschlauch einer Nackt- und einer Napfschnecke entspricht dem eines Turbellars so vollkommen, daß schwerlich von nachträglicher Konvergenz die Rede sein kann. Fraglich bleibt nur die Herausbildung der losgelösten Sonderretractoren der Landformen.

Da zeigt sich, daß zwei Gruppen von Muskeln existieren, die verschiedenen Ursprung haben, gleichgiltig, in welcher Weise sie nachher anatomisch verbunden sind:

a) beliebige Muskelfasern aus dem Bindegewebe des Mesenteriums oder Mesenchyms werden nach Bedarf verstärkt zu lokalen Retractoren und Retensoren, am Kopf, an den Tentakeln, am Pharynx und an den Genitalien — ein klarer Einblick in die gesetzmäßige Verteilung des Mesenchyms steht leider noch aus —.

b) mit der Entwicklung der Schale und der Einstülpung des Körpers in sie hinein lösen sich die von der Spindel in die Haut ausstrahlenden Muskelbündel im Zusammenhange heraus und bilden den Columellaris. Die Einstülpung bezieht sich aktiv lediglich auf das Locomotionsorgan, d. h. der Spindelmuskel umfaßt ursprünglich nur die Bündel, welche die Schale mit der untern Sohlenfläche verbinden, vom Kopf bis zum Schwanzende.

Alle übrigen Komponenten des Columellaris, die Tentakel-, Pharynx- und Genitalmuskeln, beruhen auf nachträglicher Verschmelzung lokaler Muskeln, die in der Längsrichtung des Körpers orientiert waren, mit seinen nächstliegenden Bündeln.

Dabei können die einzelnen, getrennten Bündel einen doppelten Ursprung haben: entweder sie stehen, wie die Fühlermuskeln der Soleoliferen,

Erklärung von Tafel V

Stylommatophora: Halbnacktschnecken. Nacktschnecken. Schale. Habitusbilder.

Fig.

1. *Helicarion Cumingi* Beck. Schale.
2. *Helicarion Macgillivrayi* Cork. Schale von oben.
3. Dieselbe, von unten.
4. *Helicarion gigas* Benson. Schale von unten.
5. Dieselbe, von oben.
6. *Paraparmarion elongatus* Coll., von rechts. Vergr. 3 : 2.
7. Derselbe, von oben.
8. Derselbe, von links.
9. *Cryptosemelus gracilis* Coll., von oben. Vergr. 3 : 2.
10. *Apoparmarion Partridgii* Coll., von links. Vergr. 3 : 2.
11. *Zonitarion semimembranaceus* Mart., von rechts.
12. Derselbe, von oben.
13. *Parmarion pupillaris* Humbert, von rechts.
14. Schale desselben, von oben. Vergr. 3 : 2.
15. *Ostracolethe Fruhstorferi* Srth., von links. Vergr. 3 : 2.
16. Dieselbe nach Entfernung des Mantels über dem Intestinalsack. *ms* die Linie, in welcher der Mantel abgetrennt wurde. *d* Darm. *l* Leber. *s* Vertiefung für die Schalenplatte.
17. Schnauze derselben, von vorn. Der Kiefer ist sichtbar.
18. Kalkplatte der Schale von derselben Schnecke.
19. Zipfel derselben Schale, der nur aus dem Periostracum besteht und durch das Mantelloch nach außen hervorragt.
20. *Leptichnus Fischeri* Srth., von rechts. Vergr. 2 : 1.
21. Derselbe, von unten.
22. *Microcyclus Baumanni* Srth. Schale vergr.
23. *Limax maximus*, gebänderte Varietät.
24. Ein Stück einer solchen Varietät, von oben.
25. *Limax maximus*, jung, vergr.
26. *Amalia gagates*, von rechts.
27. Dieselbe, von oben.
28. Dieselbe mit abnormem Hinterende, von links.
29. *Arion empiricorum* in verkürzter Ruhestellung.

Fig. 1—5 nach Pilsbry. 6—10 nach Collinge. 11, 12 nach d'Ailly. 13 nach Semper. 14—22, 25, 28 nach Simroth. 23, 24 nach Moquin-Tandon. 26, 27, 29 nach Taylor.

C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke. Leipzig

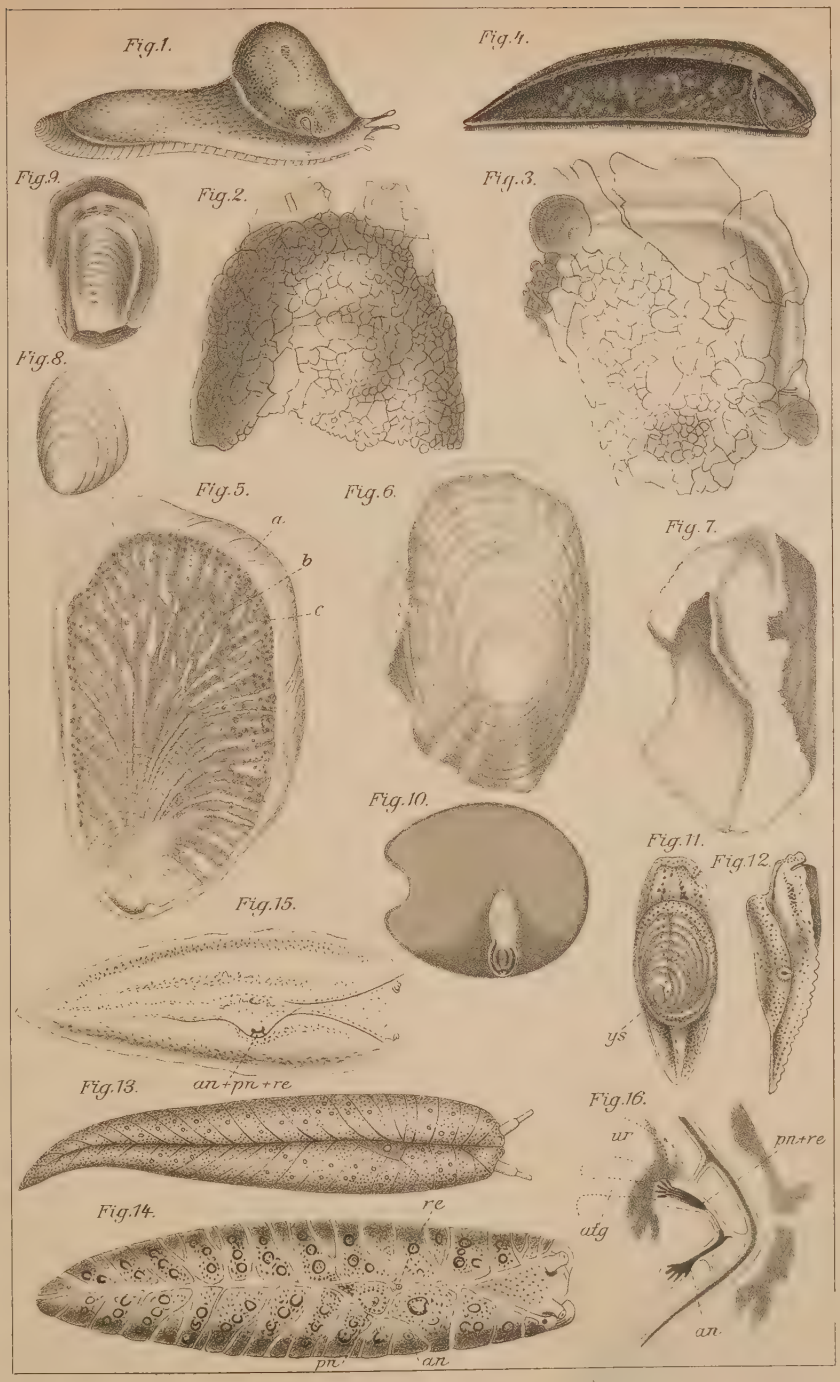
Erklärung von Tafel VI.

Stylommatophora: Arioniden. Limaciden. Janelliden.
Habitusbilder. Schale.

Fig.

1. *Arion Simrothi* Künkel. Abnormes (atavistisches) Exemplar.
2. Schale eines jungen *Geomalacus maculosus* Allm., von oben, vergr.
3. Eine ebensolche, von unten.
4. *Philomycus Fruhstorferi* Coll.
5. Schale von *Agriolimax agrestis*, vergr.
   a organische Grundlage.
   b verzweigte Kalkplatte.
   c Caleospaerite.
6. Schale von *Limax arborum*, von oben, vergr.
7. Dieselbe, von der Seite.
8. Schale von *Limax caucasicus* Srth.
9. Schale von *Gigantomilax Lederi* Böttg.
10. *Paralimax Brandti* Mart. Schalentasche mit der Schale, von unten.
11. *Neohyalimax brasiliensis*, von oben. Vergr. 2 : 1.
12. Derselbe, von rechts.
13. *Janella (Athoracophorus) papillata* Hutton.
14. *Janella Schauinslandi* Plate. *an* After. *o. ge* Genitalöffnung. *pn* Pneumostom. *re* Nierenöffnung.
15. *Aneitella Berghi* Plate.
16. Dieselbe. Öffnungen am Mantel. *an* After. *atg* Atemgang. *pn* + *re* gemeinsame Lungen-Nieren-Öffnung. *ur* Harnleiter.

Fig. 1—3, 8—12 nach Simroth. 4 nach Collinge. 5—7 nach Leydig. 13 nach Suter. 14—16 nach Plate.



C.F.Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

noch auf dem ursprünglichen Standpunkt und sind immer getrennt geblieben, oder sie haben sich, wie die der Testacellen und des *Philomycus* mit dem Columellaris verbunden und sind erst durch dessen nachträglichen Zerfall wieder getrennt worden. Die Entscheidung läßt sich bisher noch nicht überall treffen.

Andere Verbindungen zwischen Schale und Tier.

Zum Unterschied von den Vorderkiemern zeichnen sich die Lungenschnecken durch die viel schärfere Herausbildung des Spindelmuskels als der einzigen Verbindung zwischen Schale und Integument aus. Doch fehlt es auch hier nicht ganz an Abweichungen. Wahrscheinlich wird man deren drei anzunehmen haben.

1. Es ist wohl sicher, daß bei den Auriculiden, deren innere Schalenteile resorbiert sind, zwischen Haut und Haus sich sekundäre Haftstellen herausbilden, unter neuer Gruppierung der Muskelbündel des Hautmuskelschlauches, ähnlich wie bei *Neritina*. Doch fehlt es darüber an Untersuchungen.

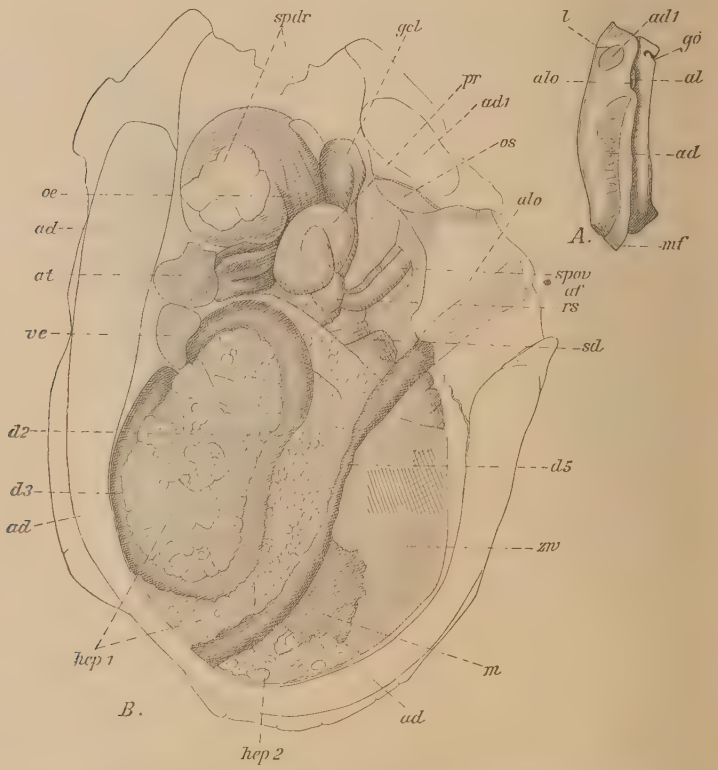
2. Die der Haut zu Gebote stehende Freiheit, sich je nach Bedürfnis mit der Schale zu verbinden, tritt am klarsten hervor bei den Schnecken mit napfförmiger Schale, *Siphonaria* und den Ancyliden. Hier kann von einem Spindelmuskel nicht wohl geredet werden, und es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß auch durch die Ontogenie die Haftmuskulatur nicht auf den Columellaris zurückgeführt werden kann über die allgemeine Beziehung hinaus, daß beide sich aus dem allgemeinen Hautmuskelschlauch herleiten. Hier haben wir die gleiche Verbindung wie bei den Patellen, einen hufeisenförmigen Schalenmuskel, der vorn offen ist. Koehler bezeichnet ihn bei *Siphonaria* als Adductor. Bei ihr ist er rechts durch das Atemloch unterbrochen (Textfig. 55). Die Unterbrechung fehlt bei *Ancylus* mit der Lungenhöhle nach André. Bei *Siphonaria* ist sie in Wahrheit nur unvollständig, denn zwischen den Vorderenden des Adductors spannt sich eine schwache Linie aus, von welcher Muskeln in den Mantelrand und in die Kopfhaut ausstrahlen. Ähnlich ist es über dem Pneumostom. Der starke Hufeisenmuskel, dessen nach unten gerichtete Elemente die Grundlage des Hautmuskelschlauches ausmachen, werden durch radiär angeordnete Streifen in einzelne Bündel zerlegt, ähnlich wie bei den Patellen. Die Streifen bedeuten andere Muskeln, welche von der Schale ins Diaphragma ziehen, sich dort verflechten und vermutlich die Verengerung des Atemraums besorgen. Ihnen gesellen sich jedoch Elemente vom eigentlichen Adductor selbst bei.

3. Man wird kaum irren, wenn man der *Thyrophorella* außer dem Ursprung des Spindelmuskels noch eine zweite Verbindung zuspricht zwischen Mantel und Schale, nämlich an dem beweglichen Deckelstück (s. o.. Auch sie muß wohl muskulös sein und das Öffnen und Schließen, mindestens das letztere, besorgen.

Histologische Verbindung des Columellaris mit der Spindel.

Paravicini hat die Befestigung des Spindelmuskels untersucht (1125). Da, wo der aus glatten Fasern aufgebaute Muskel sich an der Schale inseriert, findet sich reichliches Bindegewebe, dazu eine Schicht Cylinder-

Fig. 55.



Siphonaria pectinata. *A* nach Entfernung der Schale von rechts. Vergr. 3 : 1. *B* nach Wegnahme der Atemhöhle. *ad* Adductor, ad_1 dessen vor dem Atemloch gelegener Teil. *af* After. *al* Anallappen. *alo* Atemloch. *at* Herzvorkammer. d_2, d_3, d_5 Darmkanal. *gcl* Genitalkloake. *gö* Genitalöffnung. *hep 1*, *hep 2* linke und rechte Leber. *l* Ansatzlinie der Mantelfalte zwischen den Vorderenden des Adduktors. *m* Magen. *mf* Mantelfalte. *oe Oesophagus*, *os Osphradium*. *pr Prostata*. *rs Bursa copulatrix* (*Receptaculum*). *sd* Schleimdrüse. *spdr* Speicheldrüse. *spov* Spermoviduct. *ve* Herzkammer. *zw* Zwitterdrüse. Nach Koehler.

epithel und eine homogene Membran, die mit der Schalensubstanz fest verwachsen ist.

f) Der Mantel und die Schalenbildung.

Der Mantel setzt, soweit nicht Schalenlappen auf die Schale sich hinaufschlagen (s. o.), mit einer scharfen Kante ein, wo der Intestinalsack

beginnt. Er bildet den starken Wulst, den Allman als Scheibe oder disc bezeichnet, denn er liegt in der Tat mit den verschiedenen Nackenlappen nach dem Rückzug der Schnecke ins Haus ihr flach auf. Er hat mit der Schalenbildung zunächst nichts zu tun, nur mit dem Verschluß, wobei ich es dahingestellt sein ließ, ob es sich bloß um vorübergehende Deckel handelt, oder ob Teile davon in die Mündungsarmatur eintreten (s. o.).

1. Drüsen des Mantelwulstes.

Der Wulst pflegt besonders reich an Schleimdrüsen zu sein und bei den Formen, welche ein kalkiges Epiphragma bilden, auch an Kalkdrüsen. Sie stehen am dichtesten um das Pneumostom und liefern die kalkige Verdickung des „Fensters" beim häutigen Deckel.

In der Literatur heißt es, z. B. bei Jacobi, daß mit den Kalk- auch Farbdrüsen sich finden. Doch dürfte die Abscheidung von Pigment überhaupt noch erst zu erweisen sein. Ebenso fehlt es an histologischen Untersuchungen der Schalenlappen. Daß Differenzen vorkommen, bezeugt zunächst *Zonites*. Bei ihm sind die Schleimdrüsen nur spärlich verteilt, wie in der ganzen Haut, wohin auch vermutlich die Cysten von *Hyalina* (s. o.) an Stelle von Schleimdrüsen zu rechnen sein dürften. Dafür stülpt sich ein besonderes Schleimorgan ein (s. u.). Bei *Paryphanta* beschreibt Beutler besondere kleine Drüsen, die indessen kaum aus dem Rahmen der gewöhnlichen Schleimdrüsen herausfallen. Ähnliche Organe, wie die Cysten von *Hyalina*, wohl auch den schlauchförmigen Drüsen der Ianelliden zu vergleichen, beschreibt Koehler vom Mantel der *Siphonaria* rundliche Säckchen, deren Epithel sich im Grunde unter allmählicher Zunahme etwas erhöht, ohne Ausbildung und Einsenkung einzelner Drüsenzellen. Sie sollen auch dem übrigen Körper, besonders dem Kopf, nicht fehlen. Hier liegen wohl allerlei Übergänge vor.

Die Schleimdrüse einiger Raublungenschnecken.

Strebel beschreibt von den Glandiniden *Glandina*, *Streptostyla* und *Strebelia*, Plate von *Daudebardia* je einen Schleimsack, der sich zwischen den Mantelfalten, in welche sich das Pneumostom zurückzieht (s. u.), neben dem After öffnet. Strebel war sich nicht klar, ob sich die Drüse, welche im Inneren Querwülste zeigt (Strebel III, Taf. V, Fig. 8; Taf. XXI, Fig. 2, *md*), frei nach außen öffnet oder zu dem Ureter Beziehung hat. Bei *Daudebardia* liegt die Mündung frei über dem Atemgang. Die Drüse ist bei *D. rufa* eine einfach sackförmige Einstülpung, auf deren Boden sich einige Falten erheben, so daß kleine Seitentaschen abgegliedert werden. Sie werden länger und tiefer bei *D. Saulzyi*, so daß das Organ sich aus mehreren Drüsenschläuchen zusammensetzt. Die Auskleidung besteht aus hohem, schmalen Cylinderepithel mit vacuolisiertem Cytoplasma, kleinem basalen Kern und zarter Cuticula. Die Öffnung liegt bei *D. Saulzyi* neben und über, bei *D. rufa* über und etwas hinter dem Pneumostom.

Gelbbraune Streifen, die mir bei unserer *Glandina algira* in der Umgebung des Pneumostoms auffielen, ergaben auf Schnitten keine besondere Struktur.

Der Schleimsack von *Zonites algirus*.

Neben dem Pneumostom liegt ein drüsiger Blindsack von Reiskorngröße, der, von van Beneden übersehen, von Erdl gezeichnet, von Sicard und namentlich von Nalepa genauer untersucht wurde. Der Ausführgang ist von niederem Epithel ausgekleidet, darum lagern sich in radiärer Anordnung mächtige Schleimdrüsenzellen. Bindesubstanz und andere Gewebselemente sind auf ein Minimum reduziert. Der Bau ist also wesentlich verschieden von dem der vorigen Gruppe.

Entsprechend dem Mangel eines Epiphragmas sind im Mantel auch die Kalkdrüsen nur spärlich entwickelt. Die Schalenöffnung ist während des Winterschlafs mit Sand und Erde verstopft, die vom Secret des Schleimsacks und der Fußdrüse zusammengehalten werden.

Man kann betonen, daß alle die Sondereinrichtungen am Mantelwulst sich bei Schnecken finden, deren Schale keine Mündungsarmatur besitzt.

2. Die Einrichtungen für die Schalenbildung.

Die Besonderheiten des Mantels, die mit der Schale zu tun haben, beginnen an den äußeren Grenzen des Wulstes, wo er in die Hülle des Intestinalsacks umbiegt, nämlich:

Die Mantelfurche und das Epithel dahinter.

Rings am Mantelsaum verläuft bei den Gehäuseschnecken eine ziemlich tiefe Furche, die bereits von Meckel gesehen und in jüngerer Zeit von Longe und Mer, dann von Moynier de Villepoix und endlich von Jacobi und Nalepa näher untersucht wurde. Die Rinne hat auf ihrem Grunde blindsackartige Ausstülpungen, die Jacobi als Schleimsäckchen bezeichnet. Auf sie gehen vermutlich, wie nebenbei bemerkt sein mag, die Schlauchdrüsen der Janelliden (s. o.) zurück.

Hinter der Rinne, also unter dem Ende der Schale, folgt eine schmale Zone, in der das Epithel zwar in der Fläche unverändert bleibt, aber eigentümlich drüsig umgewandelt und verlängert ist, worauf sich weiterhin gewöhnliches kubisches oder niedrig cylindrisches Epithel anschließt, als Hülle des Intestinalsacks.

Es sind also drei verschiedene Elemente zu unterscheiden:

1. die Mantelfurche, der „Sillon palléal“ der französischen Autoren,
2. die Zone des verlängerten Epithels, die „Bandelette palléale“ nach Moynier de Villepoix, das Drüsenpolster nach Biedermann,
3. das scheinbar gewöhnliche Epithel des Intestinalsacks.

Alle drei sind drüsiger Natur und scheiden die Schale aus nach Art einer Cuticula, wobei nur der Unterschied besteht, daß das Epithel beim

tieferen Rückzug der Schnecke unter der Cuticula hinweggleitet, um nachher wieder die normalen Beziehungen aufzunehmen. Unter Umständen kommt noch eine vierte Zone hinzu, welche das Schalenpigment liefert. Sie wäre hinter der zweiten einzuschalten. Es liegt nahe, die Dreiteilung mit der von Thiele aufgestellten Gliederung der Schale in Periostracum, Ostracum und Hypostracum in Zusammenhang zu bringen. Und es ist in diesem Sinne zweifellos, daß die untere Schicht von der ganzen Hülle des Intestinalsacks abgeschieden wird. Es erheben sich aber im übrigen nach den neueren Untersuchungen der Schale, namentlich von Biedermann, Bedenken in verschiedener Richtung, zunächst in Bezug selbst auf dieses Secret, das sich vielleicht nicht allein auf die untere Schicht beschränkt, sondern bis zu den oberen Lagen durchdringt. Damit hängt die Frage zusammen, ob überhaupt eine prinzipielle Scheidung zwischen Ostracum und Hypostracum bei der Pulmonatenschale, die der echten Perlmutterschicht in allen Fällen entbehrt, durchführbar ist (s. u.); endlich sind die Meinungen darüber geteilt, ob die Erzeugung des Periostracums, die vielfach allein den Namen der Cuticula trägt, nur von der Mantelrinne oder zugleich auch von der dahinter liegenden Drüsenzone besorgt wird, oder ob diese Zone lediglich die Bestandteile der äußeren Kalklagen liefert. Wahrscheinlich laufen die Dinge hier durcheinander. Die ursprüngliche Anlage dürfte, wenn wir von den Soleoliferen zunächst noch absehen, die sein, daß das Periostracum mit seinem freien Rande in der Mantelfurche liegt, also von dieser gebildet wird. So wird es übereinstimmend von den Autoren beschrieben, sobald sie von einem älteren Embryo ausgehen, den sie dem Ei entnommen haben. Die Zweifel beginnen bei der Untersuchung der freilebenden jungen Schnecke, und wahrscheinlich ändern sich hier in der Tat die Verhältnisse. Bei ihr sieht man nie mehr den Umschlag des freien Schalenrandes; vielmehr läuft die Schale glatt in ihrer Ebene aus, und wenn die Schnecke sich mit Schleim an einer Unterlage, etwa an der Rinde eines Raums, befestigt, dann bildet der getrocknete Schleim die unmittelbare Fortsetzung des Schalenrandes, und es erscheint zunächst ausgeschlossen, daß der Schalenrand je wieder in die Mantelrinne, die mit der Fläche des Intestinalsacks einen Winkel bildet, zurückkehrt (s. u.). Daher leugnet z. B. Jacobi diese Beziehung überhaupt. Die Lösung der Schwierigkeit liegt wohl darin, daß die Schnecke nur am Gehäuse baut, solange sie bei voller Tätigkeit in feuchter Luft ganz ausgestreckt ist, so daß der Mantelwulst noch über das junge Peristom hinwegquillt.

Man kann aber ganz allgemein die Frage aufwerfen, ob nicht das Hereinziehen des Schalensaumes in die Rinne und damit zugleich die Bildung der Rinne erst eine sekundäre Erwerbung des Embryos sei. Man wird zu dieser Anschauung gedrängt durch die Betrachtung der Soleoliferen; denn weder das flache Schalenplättchen des Vaginulidenembryos nach der Darstellung der Sarasins noch das später abgeworfene Mützchen von *Oncidium*, wie es Joyeux-Laffuie abbildet, zeigt die Beziehung zur Rinne.

Die erste Schale war wohl ein Conchinplättchen, das den Rücken bedeckte. Vermutlich quoll dann an seinem Rande der Körper ein wenig darüber hinaus, so daß dieser Rand in einen Falz zu liegen kam, wie wir es bei den Embryonen der Lissopoden finden. Er schließt den Schalenrand ein, solange er mit dem Körperepithel in derselben unmittelbaren Berührung bleibt, d. h. eben bei den Embryonen der beschalten und bei den Nacktschnecken während des ganzen Lebens. Das Verhältnis wird gelöst, sobald sich bei den beschalten Formen die Schnecke tiefer ins Haus zurückzieht, was während des Embryonallebens ausgeschlossen ist. Aus diesem Grunde halte ich es für das richtige, zunächst die Nacktschnecken zu besprechen.

Schale der Nacktschnecken.

Das schalenbildende Epithel der Nacktschnecken.

Auf dem Boden der Schalentasche unserer gemeinen Nacktschnecken, die fast allein genauer auf den Punkt hin untersucht sind, findet sich eine feine Linie, welche dem vorderen und seitlichen Umfang des Schalenplättchens entspricht. Bei *Limax* läßt sie die Seiten des Bodens frei, bei *Arion* reicht sie nach Deschamps quer herüber und fällt mit der Linie zusammen, wo der Boden mit der Decke sich verbindet. Daß bei *Paralimax* ein besonders großer Teil des Bodens von der Schale nicht bedeckt wird, wurde oben bemerkt. Die Linie bedeutet eine Rinne, die dadurch zustande kommt, daß der Boden sich ein wenig erhebt und nach außen vorwölbt. In dieser Rinne, die der Mantelfurche der beschalten Formen entspricht, liegt der umgeschlagene Rand des Periostracums, der darin bisweilen, wie bei *Parmarion* (s. o.), ziemlich fest haftet. Der vorspringende Rand des Bodens trägt ein hohes Cylinderepithel, das nach außen wie nach innen in gewöhnliches, niedriges Epithel übergeht (X, 2). Solches kommt also dem ganzen inneren Schalen- oder Mantelfelde zu. In den Figuren, die Rolle giebt, ist es fein längsgestreift, wodurch die Secretbahnen angedeutet werden. Die Decke der Schalentasche trägt ein abgeflachtes, bisweilen unkenntlich gewordene Epithel; es hat an der Schalenbildung keinen Anteil.

Bau und Bildung der Nacktschneckenschale.

Es unterliegt wohl gar keinem Zweifel, daß das Periostracum in der Rinne gebildet wird, und daß sein fortwachsender Rand dauernd in der Rinne, die mit dem Wachstum des Tieres sich immer weiter hinausschiebt, stecken bleibt. Bei *Arion* verschwindet es schließlich oder entzieht sich durch seine Feinheit der Beobachtung. Hier bleibt zuletzt vielfach nur ein loser Haufen länglichrunder, glatter, von Leydig als „spitzweckig“ bezeichneter Kalkkörperchen übrig, die auf den ersten Blick keine kristalline Struktur zeigen. Durch Behandlung mit Kalilauge läßt sie sich nach Biedermann bald erweisen. Dann treten sechsseitige Täfelchen auf, die auf einen Gehalt von Calciumphosphat deuten; sie liegen in regelmäßigen,

sich in aufeinanderfolgenden Schichten unter einem rechten Winkel kreuzenden Linienzügen. Bei *Geomalacus* u. a. sieht man am Rande des Schälchens vielfach Calcosphärite. Bei der gemeinen Ackerschnecke macht die Schale bei schwacher Vergrößerung nach Biedermann den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens, wobei die größten Blöcke am Rande, die kleinen Steinchen aber mehr im Centrum liegen. Anätzen und starke Vergrößerung bringen weitere Aufklärung (X, 1). Man blickt auf eine Masse von größeren und kleineren kristallinen Aggregaten, die regellos neben- und übereinander liegen, von denen aber jedes einzelne eine völlig gleichmäßige, blättrige Struktur zeigt. Die benachbarten Drusen zeigen dabei ganz verschiedene Richtungen, im Sinne von Verwerfungen, Überkippungen und anderen Störungen in der Geologie. Überall treten rhomboedrische Spaltungsflächen, die auf Calcit deuten, scharf hervor. Oft erscheinen die drusigen Aggregate nicht aus dünnen, flachen Lamellen, sondern aus regelmäßig übereinander geschichteten Prismen aufgebaut, wie sie Rose von der *Strombus*-Schale beschrieb, und bisweilen sieht man eine feine, parallele Schrägstreifung, die wohl auf eine Zusammensetzung aus feinen Fäserchen oder schmalen Prismen zu beziehen ist. Solche dürften in der Schale von *Limax arborum* noch mehr verbreitet sein und damit den Übergang zum Bau einer äußeren Schale (s. u.) bewirken.

Im ganzen gewinnt man den Eindruck, daß das von der Rinne umschriebene Feld lediglich Kalk abscheidet, der dann kristallisiert. Biedermann meint, daß es sich hier um sekundäre Verhältnisse handelt, da das Schalenfeld mancherlei Muskelzug ausgesetzt ist. In der Tat deuten Parmarionformen auf eine abnorme Ausbildung hin, denn hier legt sich der Rand des Periostracums, gewaltsam in der Rinne festgehalten, namentlich links vorn oft in gekräuselte Falten, und man versteht, daß eine solche am Rande fest eingekeilte Cuticula sich bei den Contractionen der Schnecke mit der Mitte gelegentlich von der Unterlage abhebt; es entsteht zwischen ihr und der Mantelfläche ein Hohlraum, in dem der Kalk frei kristallisieren kann. Andererseits beweist doch wohl gerade ein solches Verhalten am besten, daß es sich in der Schalenbildung nur um einfache Kristallisation handelt, und die komplizierteren Verhältnisse der freien Schale leiten sich am einfachsten von solchen Vorgängen ab, die nur dadurch viel verwickelter werden, das der unter ihr hin und her gleitende Mantel einen Druck ausübt, womit gleichzeitig weitere Differenzierungen des Epithels am Mantel- und Schalenrande notwendig werden. Sicher ist jedenfalls, daß in der Nacktschneckenschale der Kalk sich nicht in Ostracum und Hypostracum sondern läßt. Ebenso darf man behaupten, daß sowohl das Periostracum als die Kalkschicht von einem Flächenepithel abgeschieden werden nach Art einer Cuticula, ohne Differenzierung einzelner Drüsenzellen. Ein Unterschied liegt nur darin, daß die conchinbildenden Zellen der Rinne höher sind als die kalkbildenden der Mantelfläche.

Das schalenbildende Epithel der Gehäuseschnecken.

Die Untersuchungen ergaben im Gegensatz zu den Nacktschnecken, daß das Epithel, welches die Schale abscheidet, außerordentlich umbildungsfähig ist und mit dem jeweiligen physiologischen Bedürfnis seine Form und Funktion ändert. Am wenigsten gilt das für die ganze Mantelfläche, d. h. die Hülle des Intestinalsacks, um so stärker aber für den Rand. Doch hat Moynier de Villepoix gezeigt, daß auch jenes eigentliche Mantelepithel zu neuer Formbildung experimentell sich anregen läßt (s. u.). Für die Mantelrinne und die Zone dahinter, welche der französische Autor als Bandelette palléale, Biedermann als Polster bezeichnet, gilt die Regel, daß in Zeiten, in denen die Schalenbildung ruht, d. h. während des Winterschlafes und im ausgewachsenen Zustande, das Epithel sich von dem der Nachbarschaft, also der Mantelfläche und des Mantelwulstes, kaum unterscheidet, daß es aber in der Wachstumsperiode außerordentliche Differenzierungen eingeht. Wie sich Tiere aus Xerophytenregionen während des Sommerschlafes verhalten, ist noch nicht untersucht. Überhaupt ist die Anzahl der analysierten Arten bisher noch bedenklich beschränkt. Sie betrifft wenigstens durchweg Landformen, speziell *Helix*-Arten, und zwar bis zu solchen mit reichster Schalengliederung, so daß man zum mindesten hoffen darf, daß die weitestgehenden Differenzierungen klargelegt sind.

Der einfachste der bekannt gewordenen Fälle ist wohl der von

Helix (*Arionta*) *arbustorum.*

Hier beschreibt Nalepa die Mantelrinne so, daß das Epithel im Grunde regelmäßig an Länge zunimmt und körnig wird, wozu dann noch die Vertiefungen der Schleimsäckchen kommen. Die Bandelette besteht aus langen, flaschenförmigen Becherzellen, die sich tiefer in die Cutis einsenken. Stützzellen liegen nicht dazwischen. „Interessant ist der Umstand, daß das Epithel gleich hinter diesen Becherzellen häufig fehlt oder aus sehr jungen Zellen gebildet wird", wohl eine Folge der starken Umformung im Frühjahre, auf das sich die Schilderung bezieht (X, 4).

Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse bei

Helix (*Fruticicola*) *hispida* (X, 5).

Die Bandelette verhält sich ebenso, aber die Rinne zeigt verschiedenes Epithel an der hinteren und vorderen Fläche. An der hinteren, welche für das gleichmäßige Periostracum in Frage kommt, sind die Epithelzellen von gleicher Höhe und liegen in einer Ebene; die vordere aber zeigt Vertiefungen für die Bildung der Haare (s. u.).

Helix aspersa

zeigt nach Moynier de Villepoix die höchste histologische Sonderung (X, 6). Hier erreichen die Drüsenzellen der Bandelette die größte Länge. In der Rinne ist sowohl das Epithel der vorderen wie der hinteren Fläche secretorisch umgewandelt, das im Grunde aber nimmt den Habitus einer besonderen Drüsenform an, die der Autor als Globuligendrüse, glande globuligène, bezeichnet.

Die Zellen der Bandelette, die sich, wie immer, als pigmentfreie, helle Linie abhebt, sind im Grunde erweitert (X, 7). Hier liegt der elliptische Kern mit zwei Nucleolen in den Brennpunkten; manche Zellen haben zwei und selbst drei Kerne. Das Cytoplasma enthält feinste, glänzende, gelbliche Körnchen, die wohl auf Conchinabscheidung deuten. Doch beweist der Niederschlag mit Oxalsäure, daß die Zellen keinesfalls nur chitinogen sind. Vermutlich haben sie die Aufgabe, gleichzeitig Kalk und ein organisches Secret zu liefern. Am vorderen und hinteren Rande der Bandelette gehen sie unmerklich in das gewöhnliche Epithel über.

Die Rinne bildet im Sagittalschnitt einen spitzen Winkel mit der Mantelfläche, bei *Helix hispida* dagegen (X, 5) einen stumpfen. Müßte sie nicht in normaler Lage einen solchen von 180° bilden, d. h. in der Verlängerung der Mantelfläche liegen, so daß der Schalenrand bei völlig ausgestrecktem Mantel (in feuchter Luft) in die Rinne ohne Umbiegung hineinpaßt? Die Bilder sind natürlich retrahierten Tieren entnommen, wo der Mantelwulst unter die Schale zurückgeklappt ist. Bei ausgestreckter liegt er nach vorn dem Nacken auf. Die Möglichkeit solcher Verlagerung scheint gegeben zu sein durch den (mit Hämolymphe gefüllten) Hohlraum, der in der Figur (X, 6) unter der Bandelette bleibt. Der Punkt bleibt zu untersuchen.

Das Epithel der hinteren Rinnenwand zeigt durch die feinkörnige Beschaffenheit seiner distalen Teile eine drüsige Beschaffenheit, etwas weniger das der vorderen, das unvermerkt in das des Mantelwulstes übergeht, bei welchem die distale Hälfte keine Differenz mehr zeigt. Im Grunde verlängern sich die zartwandigen Epithelzellen noch mehr und nehmen unregelmäßig längliche Form an. Ihr Cytoplasma wird durch und durch körnig. Die Körner nehmen an Größe zu und liegen dann in Vacuolen, so daß jede Vacuole ein, selten zwei Kügelchen umschließt. Zuletzt ist die ganze Zelle mit solchen Vacuolen erfüllt auf Kosten des Cytoplasmas. Durch Dehiscenz der Membran werden die Kügelchen entleert und bei der Periostracumbildung verbraucht (s. u.). Wie das ganz junge Periostracum sind sie Färbemitteln zugänglich. Diese Globuligenzellen (X, 8) füllen nicht den Grund der Rinne gleichmäßig aus, sondern häufen sich von Strecke zu Strecke, nach Art der Verteilung der Schleimsäckchen.

Wenn die Rinne für das Periostracum, die Bandelette für die äußerste Kalkschicht der Schale, die Bildungsstätte abgibt, so schließt sich an diese unmittelbar die Zone an, welche

das Pigment der Schale

liefert. Dafür verwandte Moynier de Villepoix nicht *Helix aspersa* mit ihrer unruhigen Zeichnung, sondern eine gebänderte *Helix* (*Tachea*) *nemoralis*. Hier ist wieder bloß ein schmaler, höchstens 2 mm breiter Streifen tätig, parallel dem Mantelrande. Das Epithel unter den Bändern (X, 6) wird höher und in seiner distalen Hälfte, vom Kern an, bräunlich und granulär. Hier haben wir also mit Bestimmtheit den Farbstoff im Epithel selbst. Farbdrüsen kommen nicht in Frage. Und man überzeugt sich oft leicht, z. B. an einer *Eulota fruticum*, von der völligen Unabhängigkeit der Pigmentverteilung im Mantel, der bei ihr grobe dunkle Flecken tragen kann, und in der Schale, die einfarbig blaß bleibt. Trotzdem erscheint es nicht als ausgeschlossen, daß bei gezeichneten Schalen ein Zusammenhang zwischen deren Pigmentierung und dem Farbstoff der Unterhaut besteht. Denn bei *Helix nemoralis* verlaufen dunkle, subepitheliale Bänder unter denen der Schale und damit zugleich unter dem pigmentliefernden Epithel. Man gewinnt also den Eindruck, daß im tieferen Pigment die Quelle zu suchen sei für die Pigmentabscheidung des Epithels. Der Beweis für den Übertritt wurde neuerdings geliefert von Distaso.*) Das Pigment der Certis ist um Lakunen gruppiert, entsprechend der ebenso taktischen Anziehung, die zwischen dem Blute und den Farbstoffen beruht. Von hier läßt sich der Übertritt ins Epithel verfolgen. Die Pigmentbänder des Mantels sind meist viel weniger zusammenhängend als die der Schale, sie fehlen oft ganz nach der Spitze der Spira zu, womit der Beweis geliefert ist, daß die pigmentablagernde Zone sich in der Nähe des Peristoms befindet. Er gelingt namentlich scharf beim Embryo, später verwischen sich oft die Beziehungen.

Distaso will den Farbstoff aus dem Kern herleiten und betrachtet ihn als ein Umwandlungsprodukt des Chromatins. An dem Maße, als das Chromatingerüst des Nucleus undeutlich wird und schwindet, treten neben dem Kern und zwar in unmittelbarer Nachbarschaft die Pigmentkörnchen auf.**) Da wird man freilich die Frage kaum unterdrücken können, ob der sämtliche Farbstoff eines großen und an Farbkörnchen reichen Pigmentzelle, wie sie etwa in der Retina vorkommen, aus dem Chromatin des Kernes stammen soll.

Ein ähnliches Verhältnis findet statt beim Mantelepithel oder dem Überzug des Intestinalsacks, von dem die unteren, innersten Teile der Schale geliefert werden. Es zeigt zunächst einen verschiedenen Anblick

*) A. Distaso. Die Beziehung zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale *Helix nemoralis* L. und *hortensis* Müller nebst Bemerkungen über die Entstehung des Pigments bei Mollusken. Biolog. Centralbl. XXVIII. 1908. S. 120ff.

**) Die Frage, ob das Pigment, wie ich es oben nahm, noch länger als Exkret gedeutet werden dürfe oder nicht, wird wohl durch die Herleitung aus dem Kern nicht weiter berührt. Die Ausstoßung kann recht wohl beginnen mit der Degeneration des Nucleus.

je nach der Jahreszeit und nach dem Zustande des Tieres Am einfachsten ist es bei solchen, die ganz ohne Kalk ernährt werden, niedrige Zellen mit hellem Plasma und runden Kernen, die fast der Granula entbehren (XI, 2); bei Tieren im Winterschlafe (XI, 3) sind die Zellen höher, das Plasma noch transparent, die Kerne ein wenig mehr gestreckt. In voller Tätigkeit (XI, 4) werden die Zellen weit höher, der mehr basal gelegene Kern streckt sich in die Länge, das Plasma wird nach der freien Fläche zu immer körniger. Einzelne Zellen dazwischen, die sich namentlich basal stark verschmälern und ebenso den Kern schmal und lang machen, könnte man wohl als Stützzellen deuten im Sinne Thieles. Moynier de Villepoix hält sie für ausgediente Elemente, die ausgestoßen werden. Ein Maximum läßt sich künstlich erreichen bei der Reparation einer verletzten Schale, von der man ein Stück entfernt hat, in genügendem Abstand vom Peristom (XI, 5). Hier wird alsbald ein neues Häutchen gebildet, und zwar bei *Helix aspersa* wesentlich schneller als bei der Weinbergschnecke. Fortgesetzt wiederholtes Wegnehmen dieses Häutchens, das immer wieder erzeugt wird, bringt das secernierende Epithel zur Hypertrophie. Die Zellen erreichen die größte Höhe, der Kern wird stark granulös, das Plasma durch Körnchen am meisten getrübt. Der abgesonderten strukturlosen Membran sitzen an der Unterseite Kügelchen an, von denen die Kalkbildung ausgeht (s. u.). Die Membran wird als Cuticula von der freien Fläche der Zellen geliefert; die Kügelchen scheinen von den Körnchen des Cytoplasmas herzurühren. Denn die Oberfläche der Zelle wird zu einem blassen Saume, der sich ablöst ohne weitere Zerreißung. Er zerfällt dann in die einzelnen Tröpfchen. Ganz ähnliche Kügelchen lassen sich nun in dem Unterhautgewebe auffinden, und sie dürften ebenso aus einem Kalkalbuminat (s. u.) bestehen. Ein Übertreten der subepithelialen Kügelchen in das Epithel ließ sich aber bisher nicht positiv nachweisen, wie es doch bei dem Pigment gelungen ist. Der Zusammenhang scheint klar angedeutet, läßt sich jedoch noch nicht demonstrieren.

Noch scheint eine Bemerkung am Platze wegen der pigmentbildenden Zone. Da bei manchen Schalen, z. B. von *Amphidromus*, der Farbstoff z. T. in tiefere Lagen des Schalenkalks eindringt, an anderen aber mehr oberflächlich bleibt, so sieht man sich zu der Annahme gedrängt, daß die Zone des verlängerten Epithels zeitweilig vom Mantelrande weiter hinwegrückt, um nachher wieder dahin zurückzukehren, eine Vorstellung, die bei der Umwandlungsfähigkeit aller dieser Epithelien wohl kaum auf Schwierigkeiten stößt.

Bau und Bildung der Schale der Gehäuseschnecken.

Das Periostracum wird in der Mantelrinne gebildet. die oberflächlichen Kalkschichten mit dem Pigment von der Bandelette und einer schmalen Nachbarzone, die tiefen Kalkschichten endlich von der ganzen Mantelfläche dahinter. Nach der Entstehung könnte man also Periostracum, Ostracum,

und Hypostracum unterscheiden. Doch lassen sich die beiden letzten Lagen weder nach der Struktur des Kalkes, noch nach der Pigmentierung scharf auseinanderhalten, da es nirgends zur Bildung einer echten Perlmutterschicht kommt; denn auch da, wo die dünnere Lage bei der Wachstumsunterbrechung des Periostracums sich weiter entwickelt, wie bei *Zonites*, da erscheinen doch diese intermittierenden Verstärkungen mehr porzellanartig. Auf das weitere kommen wir zurück.

Das Periostracum

wird als eine strukturlose, anfangs färbbare Membran in der Rinne abgeschieden als Cuticula der hinteren Epithelfläche. Bei *Helix aspersa* kommen aus den Globuligenzellen im Grunde der Rinne jene Kügelchen dazu, welche sich auf die Außenseite der jungen Cuticula legen. Ein noch feineres Cuticularhäutchen, das von der vorderen Epithelauskleidung geliefert wird, hält sie zusammen (XI, 1). Sie lassen sich über die ganze Schale nachweisen, und Moynier de Villepoix will ihnen, da sie von den abwechselnd und schräg gestellten Säckchen stammen, eine besondere Bedeutung für die feinere Felderung der Schalenoberfläche zusprechen.

Bei *Helix pomatia* bildet der äußerste Rand der wachsenden Schale nach Biedermanns Nachweis feine Hohlrinnen (XI, 10, 11), die man wohl auf die Säckchen zurückführen möchte. Die Vertiefungen erscheinen feinkörnig, die Zwischenräume strukturlos mit feinen Querfalten. Die Körnelung dürfte wohl von einem ähnlichen Secret herrühren, wie es die Globuligendrüsen liefern. Das Periostracum zeigt noch die Eindrücke der Epithelzellen. Die Cuticula erscheint bald in den Hohlrinnen fein längsfaserig, und dann sieht man unter der strukturlosen Oberfläche feine, spindelförmige Körperchen, die sich in die Länge ziehen, so daß das Bild fibrillären Bindegewebes entsteht. Leider wird der Ursprung der Fibrillen, die zu den Kalkfibrillen der Schale (s. u.) den ersten Anlaß zu geben scheinen, nicht angegeben. Nach Moynier de Villepoix hätten wir unter dem Periostracum zunächst Albuminkügelchen als Epithelausscheidungen zu erwarten.

Wo Haare vorkommen, sitzen sie nach Moynier de Villepoix dem Periostracum auf und greifen nicht, wie Leydig glaubte, bis zur Kalkschicht durch. Bei *Helix hispida* trägt das Periostracum kleine Höcker dicht beieinander (Textfig. 56). Ein Haar erscheint bloß als die Zusammenfassung und Verlängerung solcher Höcker, wie ein Querschnitt lehrt; an der Basis verbreitert es sich beträchtlich zu einer Platte, die dem Periostracum aufsitzt. Es wird erzeugt von der Vorderfläche der Mantelrinne mit ihren Vertiefungen, welche die Matrizen darstellen. Auf den Haaren und an ihrer Basis setzen sich oft Fremdkörperchen fest (XI, 8, 9), die wohl zu einer Schutzmaske gebraucht werden können.

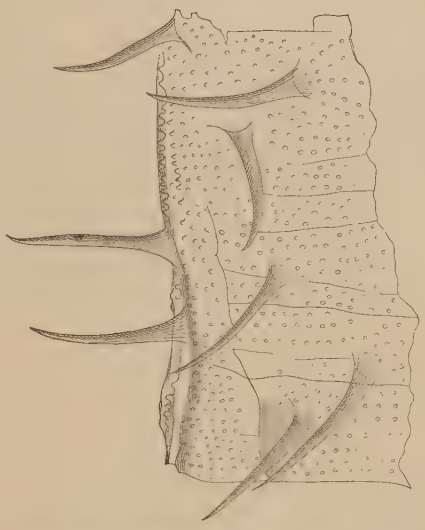
Die Dicke des Periostracums scheint stark zu variieren nach den Gattungen. Schalen, die intensiv weiß sind, wie die vieler Xerophilen,

haben nach Leydig bereits in der äußersten Schicht körnigen Kalk, von dem wohl kaum zu entscheiden ist, ob er noch zum Periostracum gehört.

Die Kalkschichten.

Die spärlichen Angaben über die Gliederung der Kalklagen lauten recht verschieden je nach den Arten und wahrscheinlich je nach der Richtung, in welcher ein Schliff durch die Schale geführt wurde. Dazu kam die vorgefaßte Meinung, daß man nach einer Prismenschicht zu suchen habe, die sich bei den Muscheln mit einer Perlmutterlage diesem Hypostracum gegenüberstellt. So bildet Nalepa (X, 3*a*) einen Schliff durch die Schale von *Zonites algirus* ab, der drei scharf voneinander abgesetzte Lagen zeigt, ein kräftiges, dunkles Periostracum, eine Prismenschicht, deren Prismen senkrecht zur Oberfläche stehen, und ein etwa fünfmal so starkes Hypostracum mit gekreuzter Schrägstreifung. Ähnlich lauten die Angaben von Leydig, wie von Longe und Mer. Sie sind wegen des Mangels von Abbildungen im einzelnen schwer zu deuten. Jacobi hat von *Amphidromus* (827) ebenfalls drei Lagen, aber in ganz anderer Deutung, zu oberst eine Lage mit gekreuzter Diagonalstreifung, darunter die Prismenschicht, die in ihrer äußeren Hälfte das gelbrote Pigment führt, und zu unterst wieder eine dicke Lage mit Diagonalstreifung (X, 36). Es ist jedenfalls unmöglich, diese Struktur auf die von *Zonites* zu beziehen, und das um so mehr, als wir gewöhnlich das Pigment in der obersten Lage antreffen. Freilich bilden da wieder die Heliciden der Wüste eine Ausnahme, denn bei ihnen ist das Pigment diffus in der untersten Schicht verteilt, und der äußere Schalenteil bleibt weiß. Die Betrachtung der *Amphidromus*-Schale von außen zeigt, daß die farbigen Streifen an ihrem Rande abklingen, als wenn sich das Pigment von der Oberfläche in tiefere Lagen zurückzöge. Aber auch abgesehen von der Pigmentierung, die bei den Vorderkiemern in ähnlicher Weise wechselt, gelingt es kaum, die beiden geschilderten Schalen in ihren einzelnen Lagen aufeinander zu beziehen. Es fehlt eben noch an einer systematischen Durcharbeitung.

Fig. 56.



Haare des Periostracums von *Helix hispida*. Nach Moynier und Villepoix.

Nach der Ausbildung des Kalks ist wohl das Bild, das Jacobi von *Amphidromus* gibt, die Regel, nur daß die Deutung eine andere sein muß, in dem Sinne, wie wir bei den höheren Vorderkiemern drei Schichten antreffen, von denen indessen die Mittelschicht nur die Prismenstruktur vortäuscht; denn bei einem Schliff, der senkrecht zu dem erwähnten geführt wird, kehrt sich das Verhältnis um, so daß die Mittellage die schiefe Kreuzstreifung zeigt, die obere und untere aber die Prismenstruktur, Dinge, die bereits von Rose und v. Nathusius-Königsborn aufgeklärt wurden. Die genaueste Analyse verdanken wir Biedermann, dem wir zu folgen haben.

Wie bei den Prosobranchien*) haben wir als Grundelement der Schale die Kalkfibrille anzusehen, die einem Calcitkristall oder einer Reihe von solchen entspricht. Zum mindesten kommt ihnen, wie namentlich die

Fig. 57.

Flächenansicht der innersten Kalkschicht von *Helix pomatia*. Dünnschliff zwischen gekreuzten Nicols; helle und dunkle verzweigte Bänder als Ausdruck auf der schmalen Kante stehenden Kalkplättchen, die entsprechend verzweigt (aufgesplittert) und ineinander verfalzt sind. Nach Biedermann.

Untersuchung im polarisierten Lichte lehrt, kristalliner Bau zu, was noch Stempell für die Gastropoden bestritt. Die Kalkfasern legen sich zu Komplexen aneinander, die als Bündel mit ihren Enden sich auskeilen. Sie greifen ineinander und machen den Eindruck von Stalaktiten, daher geradezu von Stalaktitenstruktur geredet werden kann (Textfig. 57). Die Stalaktiten ordnen sich weiterhin zu Blättern, die einander parallel liegen, so zwar, daß die Blätter bei dreifacher Lage in der obersten und untersten Schicht nach der Länge der Schale geordnet sind, in der Mittellage aber senkrecht dazu, und zwar bei *Helix* so gut wie bei *Limnaea* (XI, 14). Werden die Blätter im Schliff quer durchschnitten, dann entsteht das Bild der Prismen. So weit läßt sich die Struktur durch Verfolgung der Wachstumsvorgänge aufklären. Nicht dagegen scheint die feinere Struktur innerhalb der Blätter bis jetzt

*) Biedermann hat seine Untersuchungen erfreulicherweise auch auf die Prosobranchienschale ausgedehnt und trotz viel größerer Dicke dieselbe Struktur gefunden. Allerdings beschränkt er sich auf die hochstehenden Formen *Mitra* und *Oliva* und vernachlässigt die Diotocardien mit Perlmutterschicht.

kausal auflösbar, denn sie läuft darauf hinaus, daß die Fibrillen in den Blättern schräg stehen unter annähernd 45° zur Oberfläche der Schale, so zwar, daß in benachbarten Lagen die Richtung wechselt, daher ein Blatt im Längsschnitt die Kreuzstreifung zeigt. Zu bemerken ist noch, daß die Fibrillen einer Lage keineswegs mit ihr abzuschneiden brauchen, sondern bisweilen in die Elemente der nächsten, dazu senkrecht stehenden Lage übergehen.

Unterschiede, welche makroskopisch sich scharf ausprägen, wie die Zuwachsstreifen der oberen Lagen und das porzellanartige Aussehen der untersten, sind in Wirklichkeit durch keine wesentlichen Differenzen der mikroskopischen Struktur bedingt; sie beruhen wohl nur auf schwach wechselnder Dichtigkeit der Fibrillen.

Auf ähnlich feine Strukturdifferenzen sind wohl die stärker durchscheinenden Stellen mancher Schalen zurückzuführen; so hat unser *Buliminus radiatus* oft Querstreifen, die von außen dunkler aussehen, gegen das Licht gehalten aber hyalin sind; gebänderte Tacheen, auf feuchtkaltem Urgebirgsboden pigmentlos geworden, lassen doch noch die Ränder als durchscheinende Längslinien erkennen. Nähere Untersuchung fehlt wieder.

Schließlich noch die Bemerkung, daß die Beimengung organischer Substanzen in der Pulmonatenschale minimal ist, womit allein schon die Ausbildung der Perlmutterschicht mit ihrem Conchingerüst wegfällt.

Die chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschale.

Ältere Analysen von C. Schmidt und Wicke hat Keferstein in diesem Werke bereits angeführt (S. 914 und 915). Die ausführlichste Übersicht lieferte Döring 1872 von sieben Stylommatophoren. Wir erhalten da folgende Tabelle, wobei ich die letzte Dezimale weglasse:

	1. *Helix pomatia*	2. *Tachea nemoralis*	3. *Eulota fruticum*	4. *Arionta arbustorum* auf Granit	5. *Arionta arbustorum* auf Kalkboden	6. *Xerophila ericetorum*	7. *Buliminus detritus*
Calciumcarbonat . .	97,567	96,065	98,157	93,018	94,746	98,484	98.084
Calciumphosphat . .	0,023	0,074	0,036	0,131	0,070	0.105	0,036
Calciumsilikat . . .	0,199	0,280	0,116	0,267	0,178	0,387	0,168
Magnesiumcarbonat .	0,083	0,055	0,024	0,043	0,131	0,089	0,023
Alkalien	0,118	0,190	0,201	0,201	0,113	0,089	0,118
Eisenoxyd	0,040	0,037	0,018	0,040	0,030	0,071	0,067
Manganoxydul . . .	0,001	0,001	0	0,001	0,001	0,029	0,006
Kali	Spuren	Spuren	0	Spuren	Spuren	0	Spuren
Strontium	Spuren	0	0	0	0	0	0
Kieselsäure(Sandusw.)	0	0	0	0	0	0,100	0
Organische Substanz	1,770	3,107	1,634	5,660	4,511	0,423	1,188
	99,800	99,810	100,187	99,359	99,779	99,776	99,691

Die Arionten zeigen die Abhängigkeit vom Boden namentlich in der Differenz des kohlensauren Kalks. Sie bleibt immerhin gering. Eine sehr dünnschalige *Helix pomatia* vom Granitgebiet zeigte einen bedeutenden Mehrgehalt an organischer Substanz, nämlich 2, 5, 4%.

Die Alkalien der *Arionta* vom Granit (Nr. 4) und der *Xerophila* setzen sich folgendermaßen zusammen:

	Arionta	*Xerophila*
Natriumsulfat	0,007	0,001
Natriumchlorid Natriumcarbonat	0,193	0,088

Man möchte vielleicht annehmen, daß dieser Gehalt sowie der an Kali und Strontium auf Zufälligkeiten beruht oder doch zum mindesten unwesentlich ist, wiewohl Biedermann zeigt, daß ein Zusatz von Kalium und Natrium die Kristallisation in verschiedenem Sinne beeinflußt (s. u.).

Neuerdings ist zu diesen chemischen Bestandteilen noch das Fluor hinzugekommen. Carles hat gezeigt, daß das Meerwasser 0,012 g Fluor im Liter enthält. Danach waren Austernschalen relativ reich daran. Das Element tritt zurück auf dem Lande und im Süßwasser. Doch enthalten die Schalen von Limnäen und Planorben, von *Helix aspersa* und *pomatia* noch 2—3 mg in 100 g Schalensubstanz nach Abzug des Periostracums. Das Fluor zeigt sich verbreitet im Süßwasser; die Landschnecken entnehmen es den Blättern der Pflanzen. Carles vermutet, daß das Fluor ganz allgemein zur Bildung und Festigung von Skeletten beiträgt.

Wachstum der Schale.

Das Periostracum wird als Cuticula von der hinteren Wand der Mantelrinne gebildet (s. o.). Auf die Säckchen ist vermutlich die Längsstreifung zurückzuführen. Äußere Skulpturen stammen von der vorderen Wand; sie liefert eine feinere Cuticula, die unter Umständen die von den Globuligendrüsen abgeschiedenen Kügelchen auf der unteren Cuticula befestigt oder in besonderen Vertiefungen zu Haaren verstärkt wird. Das Polster oder die Bandelette gibt die äußerste Kalklage, deren Stalaktiten der Längsrichtung folgen. Etwas weiter hinten wird die nächste Schicht gebildet mit quergelagerten Stalaktiten. Die ganze Mantelfläche sondert die untere Kalkschicht ab. Pigmente leiten sich aus erhöhtem Epithel hinter dem Polster her.

So weit lassen sich die einzelnen Anlagen einigermaßen verfolgen. Doch bleiben, wie mir scheint, noch genug Unklarheiten, namentlich da, wo drei Kalkschichten vorhanden sind, denn der Punkt ist noch nicht ermittelt, an dem die Abscheidung der zusammengehörigen ersten und zweiten sich abgrenzt. Hier sollte man wohl noch eine weitere Differenzierung des Epithels am Mantelsaum erwarten. Ebensowenig ist erklärt,

wie der Wechsel in der Fibrillenrichtung innerhalb der einzelnen Schichten, auf dem die Kreuzstreifung beruht, zustande kommt.

Die erste Kalkablagerung, die man am Rande einer weiterbauenden Schnecke, am besten aber bei fortgeschrittenen Embryonen beobachten kann, besteht nach Biedermann im Auftreten von sehr kleinen, rundlichen Scheiben, die zunächst äußerst blaß und schwach lichtbrechend sind; sie sind namentlich in der Mitte zuerst doppeltbrechend. Allmählich wachsen sie sowohl in die Fläche, wie namentlich in die Dicke (XI, 14). Dann bilden sie eine zusammenhängende Lage kleiner, flacher Warzen von körnigem Aussehen mit stärker lichtbrechendem Centrum und ziemlich unregelmäßigen Konturen. Sie sind von radiärfaseriger Struktur, also Calcosphärite. Je enger sie sich zusammenschließen, um so größer werden die hellen Kernflecke, bis sie sich unmittelbar berühren (XI, 12, 13). In geringer Entfernung vom Rande wird das Bild schon undeutlich, indem sich eine neue Schicht zartfaserigen Kalkes darüberlegt Sie entsteht wahrscheinlich dadurch, das sich der später abgelagerte Kalk an die radiärfaserigen Blättchen derart anlegt, daß die einzelnen Fibrillen nun der Längsrichtung der Schale folgen, wodurch die ursprüngliche Plättchenstruktur mehr und mehr verwischt wird. Durch Einwirkung von Kali- oder Natronlauge auf die ursprünglichen Plättchen erhält man verschiedene Umkristallisierungen, und mit ihrer Hilfe gelang Biedermann der Nachweis, daß wir als erste Ablagerung kein Calciumcarbonat, sondern das Calciumdiphosphat ($CaHPO_4$) vor uns haben. Die Phosphorsäure wird durch die übrigen mikrochemischen Reaktionen bestätigt. Erst ganz allmählich beginnt, zuerst spärlich, dann immer reichlicher, die Ablagerung von Calciumcarbonat, womit das Auftreten der Doppelbrechung Hand in Hand geht. Das polarisierte Licht liefert somit das Mittel, Ort und Zeit zu bestimmen, wo das Calciumphosphat durch das anisotrope Carbonat ersetzt wird. Entweichen von gasförmiger CO_2 bei Zusatz von Säuren liefert dazu die chemische Kontrolle. Da sieht man dann am Rande der embryonalen *Helix*-Schale zwischen den Plättchen von Calciumphosphat einzelne unregelmäßige Körperchen des Calciumcarbonats sich einstellen. Die erste Lage von Kalkfasern, die sich in einiger Entfernung vom Rande einstellt (s. o.), leuchtet zwischen gekreuzten Nicols in ähnlicher Weise anfangs ganz blaß, weiterhin immer stärker auf, parallel mit der Ausbildung des Carbonats. Die Fibrillen ordnen sich alsbald zu den Stalaktiten, und auch diese leuchten wieder verschieden stark auf nach den Zuwachsstreifen, die eine Verdichtung des kohlensauren Kalks bedeuten. Häufig finden sich neben den regelmäßigen Stalaktitenanlagen am wachsenden Schalenrand auch kleine Sphärite, entweder einzeln oder zu Gruppen vereint. Ihre Zahl steigert sich, wenn während des Bauens Störungen eintreten.

Es ergibt sich somit als Hauptresultat, daß zunächst ein organisches Secret gebildet wird, aus dem phosphorsaurer Kalk sphäritisch herauskristallisiert. Bald geht es aber in das Carbonat über, allerdings auf

einem chemisch noch nicht aufgeklärten Wege. Vorläufig ist wohl nur festzustellen, daß der Kalk im Blute als Phosphat gelöst ist; die Umlagerung braucht mithin keine andere zu sein, als im Körper selbst, wo wir ebenfalls in den Bindegewebsnetzen und Kalkdrüsen den kohlensauren Kalk antreffen. Die Theorien von Longe und Mer, wonach dem kohlensauren Kalk der doppeltkohlensaure vorherginge, und die von Steinmann, wonach das Carbonat durch eine Art Fäulnisprozeß in dem Secret entstände, weist Biedermann zurück. Sollte man die Kohlensäure nicht aus einer Art von Hautatmung ableiten an der Manteloberfläche, so gut wie das Carbonat innerhalb des Körpers wohl auf Atmungsvorgänge innerhalb der Gewebe zurückzuführen sein dürfte? Eine solche Anschauung fände eine wesentliche Stütze in der Abhängigkeit des Schalenbaues vom Zustande des Tieres. Denn nur die aktiv tätige, aus der Schale entfaltete, kräftig atmende Schnecke bildet das Gehäuse weiter, nicht die ruhende, retrahierte.

Wenn das Periostracum schon durch die Abdrücke der Zelloberflächen als Cuticulargebilde sich kennzeichnet, so liegt andererseits kein Grund vor, die ersten Kalkplättchen und das Secret, auf das sie zurückgehen, auf bestimmte Zellen zu lokalisieren. Sie sind höchstens in dem Sinne unter den Begriff der Cuticula zu subsumieren, wie jede Ausscheidung von einem gleichmäßig drüsigen Epithel ohne Differenzierung einzelner echter Drüsenzellen.

Auffallend bleibt bei der ganzen Theorie, welche den Kalk aus einem organischen Secret herleitet, der äußerst geringe Gehalt der Pulmonatenschale an organischer Substanz. Leider fehlen noch die chemischen Untersuchungen, wieviel davon auf das Periostracum, wieviel auf die Kalkschichten entfällt.

Regeneration der Schale.

Wie früher erwähnt, kann ein neues Peristom nur gebildet werden, wenn eine Bruchstelle an der Schale so weit der Mündung genähert ist, daß der Mantelrand bei der Retraction bis zu ihr gelangt. Sonst werden Defekte fast in jeder Richtung repariert, fehlende Schalenstücke ersetzt, zerbrochene zusammengekittet. Die Versuche sind seit Réaumur häufig vorgenommen worden und werden von der Natur oft genug im Freien geliefert. Gräfin Linden, Moynier de Villepoix, Paravicini, Biedermann haben sich der Untersuchung solcher Reparationen des näheren angenommen, und neuerdings hat G. Techow eine breitere Grundlage geschaffen, worüber allerdings erst der vorläufige Bericht von Korschelt vorliegt*). Danach gelang es, bei *Helix pomatia* die letzten anderthalb

*) M. Gräfin v. Linden, Entwicklung der Skulptur und Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1896.

Korschelt, Über Regenerationsversuche an Land- und Süßwasserschnecken. Sitzgsber. Ges. zur Beförderung d. ges. Naturw. Marburg 1907.

Windungen zu nehmen und ersetzen zu lassen. Versuche, nach Wegnahme der ganzen Schale das Tier zur Reparation zu veranlassen, mißglückten bei *Succinea*. Sonst verhält sie sich, samt Limnäen und Planorben, wie die Heliciden. Bei letzteren geht die Herstellung langsamer vor sich, so gut wie *Helix pomatia* hinter *Helix aspersa* an Geschwindigkeit zurückbleibt. Wie eine zertrümmerte Schale wieder zusammengekittet wird, so kann man eine eingemeißelte Lücke durch eingesetzte Schalenfragmente derselben oder einer anderen Species wieder ausfüllen lassen. Biedermann nahm dünne Glaslamellen, wie man sie durch Zerplatzen einer aufgeblasenen Kugel erhält, um daran die neuen Ausscheidungen haften zu lassen. Die Natur selbst beschreitet ja gelegentlich den Weg, daß sie Fremdkörper in eine wachsende Schale einbaut (s. o., S. 120).

Paravicini suchte namentlich in systematischer Hinsicht eine breitere Grundlage zu gewinnen, er experimentierte mit *Helix*, *Buliminus*, *Pupa*, *Clausilia*, *Amalia* und *Limax*, dazu *Cyclostoma* und *Pomatias*. Bei kleinen Arten wird die Schale nur ausnahmsweise wieder hergestellt. Die großen Formen regenerieren im Sommer und Winter. Die Reparation geschah um so schneller, je kleiner der Umfang der Verletzungen war. Doch ließ sich über die zur Heilung nötige Zeit nichts sicheres ausmachen. Da der Mantel nicht überall von einem deutlichen Epithel eingefaßt wird, so heilt z. B. eine Verletzung der Spindel nicht wieder aus. Und da in den Ersatzteilen kein Periostracum entwickelt wird, so fehlen auch einer wiederhergestellten Bruchstelle alle Skulpturen der Außenseite. Die Versuche mit Nacktschnecken hatten nur wenig Erfolg.

Der Hergang bei der Reparation ist etwa der folgende. Die Lücke wird durch ein Secret geschlossen, das zu einem strukturlosen Häutchen erstarrt. Daran haften auf der Innenseite vereinzelte Brocken von kohlensaurem Kalk, zumeist in Gestalt von Sphäriten; bei *Helix aspersa* treten sie zurück gegen einheitliche Kalkkristalle (Moynier de Villepoix), die umgekehrt bei *Helix pomatia* nur selten sind nach Biedermann. Dieser sah dann die Sphärite wachsen bis zu gegenseitiger Berührung, wodurch ein Mosaik von polygonalen Feldern zustande kommt. Die Sphärite wachsen in die Dicke, neue legen sich darunter, die sphäritische Struktur geht ganz allmählich in die fibrilläre über, nur viel weniger regelmäßig als in der normalen Schale. Die unterste Schicht wird schließlich, mag die Außenseite rauh und ungleichförmig sein, zur vollkommen typischen Porzellanschicht, die ohne irgendwelche Grenze in die normale Nachbarschaft übergeht. Die Umbildung erfolgt um so gleichmäßiger, je ungestörter die Schnecke blieb. Wird sie dagegen zu häufiger Retraction und Mantelverschiebung gezwungen, dann zeigen die äußeren Lagen allerlei Verwerfungen und Aufstauchungen; das Endresultat aber bleibt das gleiche: die normale Reparation der untersten Schicht nach Form und Struktur.

Es ist wohl als selbstverständlich anzunehmen, daß die Bildung von Septen in ähnlicher Weise, doch mit größerer Regelmäßigkeit erfolgt, wie

die Reparaturen. Die Frage, ob die Schnecke die Ablösung der Schalenspitze, die Decollation, beeinflußt, etwa durch eine Abscheidung, ist jedoch wohl noch weniger in Angriff genommen, wie die vorige.

Spätere normale Umbildungen der Schale. Peristom. Resorption.

Das **Periostracum,** anfangs für Farbstoffe empfänglich, verliert bald diese Eigentümlichkeit, wohl im Übergange zum Conchin. Chemische Differenzen sind bisher nicht nachgewiesen.

Die **Kalkschichten** zeigen in den älteren Schalenteilen, die wesentlich dicker sind als der neugebildete Rand, trotzdem ungefähr das gleiche Dickenverhältnis wie in den jüngeren. Daraus folgt, wie Biedermann betont, daß die obere Lage an ihrer Unterseite noch zunehmen muß, denn nur der untersten Schicht wird ständig vom Mantelepithel weiteres Material zugeführt. Die Beobachtung verführte F. Müller*) (an Lamellibranchiaten) und v. Nathusius-Königsborn zu der Annahme selbständigen Schalenwachstums durch Intussusception. Bei den Landschnecken ist Aufnahme von Kalk aus dem umgebenden Medium selbstverständlich ausgeschlossen, die Schale kann nur durch Apposition wachsen. Biedermann läßt wohl die Frage offen, ob das kalkhaltige Secret die Schale durchtränken und bis zur oberen Schicht dringen könne. Sollte man nicht annehmen, die kristallinen Fibrillen der oberen Lage wüchsen auf Kosten der unteren, ähnlich wie beim Umkristallisieren einer Versteinerung, etwa eines Crinoiden, die Kristalle von einer Kalktafel auf die andere übergreifen können?

Wie beim Abschluß des Wachstums die Differenzierungen des Epithels am Mantelrande schwinden, hat Moynier de Villepoix gezeigt. Aber wir wissen noch nicht, welche Umformungen in dieser Periode vorhergehen, um das **Peristom** zu bilden. Eine *Xerophila* mit der glatt abschließenden Schale wird keine nötig haben, wohl aber alle die Formen, die Wulstungen, Falten, Zahnvorsprünge und andere derartige Armaturen besitzen. Hier handelt es sich vielleicht weniger um die Struktur, als um die Form und Weite des auswachsenden Mantels. Auffallende chemische Umsetzungen aber müssen vorausgesetzt werden etwa bei *Porphyropaphe iostoma*, die ihre helle Schale mit einem veilchenblauen Peristom abschließt, oder bei der *Papuina chilochroa*, die eine weiße Schale trägt mit schwarz und rotem Mundsaum. Solchen Erscheinungen stehen wir noch völlig ratlos gegenüber.

Eine Vermutung kann man wenigstens äußern in Rücksicht auf eine andere, sozusagen retrograde Umwandlung, nämlich die **Resorption** bestimmter Schalenteile, sei es daß sie während der Ontogenese erst an-

*) F. Müller, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zoolog. Beitr. von A. Schneider, 1885.

gelegt werden und nachher schwinden, wie vermutungsweise die inneren Teile einer Auriculidenschale (s. o. Textfig. 20, S. 111), sei es, daß die Rückbildung sich in der Stammesgeschichte vollzogen hat, wie bei den Halbnacktschnecken aus der *Parmarion*-Gruppe (s. o. Textfig. 10, S. 98) oder bei *Ostracolethe* (S. 98). Solche Halbnacktschnecken zeigen aufs schärfste, daß die Resorption zuerst den Kalk ergreift und zuletzt das Periostracum, und daß bei diesem wieder der Vorgang an den Stellen einsetzt, die am tiefsten in den Körper eingesenkt sind. Das wird am klarsten da, wo eine Mantelkante eine scharfe Grenze setzt zwischen der oberen und unteren Schalenhälfte. Die obere sieht aus dem Mantelloch heraus, das sich erweitern kann nach Belieben, die untere wird ständig von Mantelteilen umgeben, die mit dem übrigen Körper in ununterbrochenem Kontakt sind und der Atmosphäre nicht exponiert werden. Da liegt es wohl nahe, anzunehmen, daß im oberen Schalenteile (respiratorische) Kohlensäureausscheidung die Ablagerung von Calciumcarbonat bewirkt, während in der Tiefe der Phosphorsäuregehalt des Blutes das abgelagerte Carbonat wieder in das lösliche Diphosphat zurückverwandelt, vermutlich in Zeiten, wo der Kalk zu anderer Funktion gebraucht wird, wie in der Fortpflanzungsperiode (s. u.). Daß bei *Ostracolethe* und den Janelliden der Kalk gerade in der Umgebung der Mantelorgane erhalten bleibt und verstärkt wird, mag wohl ebenso auf die respiratorische Kohlensäureabgabe in der Lunge oder auf die beim Schlage des Herzens gebildete zurückgeführt werden. Wodurch schließlich bei den inneren Schalen auch das Conchin des Periostracums resorbiert wird, ob durch die Phosphorsäure oder eine andere Substanz, bleibt zunächst dunkel; nur auf die Parallele, welche durch die Resorption der Spermatophorenhülse in der Bursa copulatrix gegeben ist (s. u.), mag hingewiesen werden.

Die Fingerzeige für künftige Arbeiten müssen leider hier genügen.

Mechanische Bedingungen der Schalenbildung.

Daß die Pulmonatenschale der logarithmischen Conchospirale folgt, hat Naumann an *Planorbis* bewiesen. Keferstein hat das Beispiel ausführlich aufgenommen (S. 1181—1183). Es fragt sich, ob sich dafür eine mechanische Erklärung findet. Da hat Kappers neuerdings eine merkwürdige Beobachtung gemacht. Beim Erstarren von Paraffin sah er Gestalten entstehen, die mit Mollusken- und Brachiopodenschalen auffallende Ähnlichkeit haben. Er suchte nach Parallelen in der Struktur, die er nicht nur in den Molluskenschalen, sondern z. B. beim geschmolzenen Schwefel findet. Hier bilden sich bald Sphärokristalle, bald normale Kristalle, bald solche, die sich beim Festklemmen der Enden krümmen und winden. Entsprechende doppeltbrechende Kristalle zeigt auch das Paraffin. Weiter wird man aber im Vergleich mit der Schneckenschale kaum gehen dürfen. Und selbst wenn man einen sehr nahen Zusammenhang zugeben will, wird zunächst die merkwürdige Frage auftauchen, ob

die Form des Gehäuses durch die Kristallisation bestimmt wird und sekundär die Form des Intestinalsackes bestimmt, oder ob die Form des Tieres das Primäre ist. Vorläufig stellen sich die Anschauungen der Morphologen noch durchweg auf den letzteren Standpunkt. Jedenfalls ist die Perspektive im Auge zu behalten.

Weit unmittelbarer sind die Aufschlüsse, die Biedermann durch mikrochemische Experimente im Anschluß an die früheren von Harting erhielt. Ohne sie im einzelnen zu schildern, gebe ich nur die wichtigen Resultate. Durch modifizierte Einwirkung löslicher Kalksalze, wie $CaCl_2$ und kohlensaurer Alkalien, zunächst Natrium, entstanden, soweit es hier in Betracht kommt, die Rhomboederdrusen der Nacktschneckenschale, sowie Sphärite, die allerdings zunächst größer waren, als die des Schneckenhauses, aber beim Weiterwachsen am Rande in die echten Sphärite und Stalaktiten übergingen, ferner die obenerwähnten wetzsteinförmigen Körperchen. Aus dem Blute von *Helix pomatia* gewann er Kristalle von Gaylussit, $Na_2Ca(CO_3)_2 + 5H_2O$. Mit Kalium entstanden Doppelsalze, die leicht zersetzlich und umkristallisierbar waren. So nahe diese Versuche bereits den Strukturen der Pulmonatenschale kamen, so wurde die Übereinstimmung noch viel größer, wenn zum Calciumcarbonat Phosphorsäure gebracht wurde. Abgesehen von den Prismen der Lamellibranchienschale, bildeten sich täuschend die Scheibchen und Körner der wachsenden *Helix*-Schale, sowie echte Stalaktiten. Von den Regenerationsstellen ließen sich allerdings nur die polygonalefelderten Außenschichten gewinnen, nicht aber der Übergang zur definitiven Struktur, der wohl unter dem direkten Einfluß des Mantels steht. Schließlich bildeten sich sogar die Platten aus, in denen die Stalaktiten gruppiert sind, mit ihrer Fibrillenstruktur. Für die verschiedene Richtung der Schichten sind wohl Zugkräfte maßgebend, die vom Tier ausgehen und sich schwerlich nachahmen lassen. Und ich möchte darauf hinweisen, daß für den Zug, theoretisch wenigstens, eine Erklärung sich leicht bietet. Wenn der Mantelrand von den Kalksäckchen aus die Stalaktiten der Länge nach anordnet, dann werden die peristaltischen Bewegungen des Darmes der bauenden, also aktiv tätigen und fressenden Schnecke die untersten, dem Intestinalsack unmittelbar anliegenden Kalkteile gewissermaßen der Quere nach auswalzen.

Die Versuche Biedermanns zeigen die Bedeutung der Phosphorsäure und der Alkalien; sie lehren, daß die organische Grundlage, die in den Kalkschichten der Gastropodenschale so minimal ist, bei der Bildung ganz unerheblich ist. Er meint ferner, daß die zuerst angelegten Phosphatplättchen wieder gelöst und durch ein anderes Secret ersetzt würden, wiewohl dieser Punkt die meisten Schwierigkeiten macht, ebenso, daß die Verschiedenheiten, die sich in den Anwachsstreifen aussprechen, auf geringen Differenzen der Secrete beruhen. Auf jeden Fall hat er den Nachweis, daß sich der Schalenkalk mit seiner komplizierten Struktur

mechanisch auf anorganischem Wege bildet, auf experimentellem Wege bis zu hoher Vollkommenheit durchgeführt.

Von einer ganz anderen Seite, aus der Natur heraus, betrachtet Dall (1365) die Verschiedenheiten der Schale bei den Landschnecken von den Galapagos. Sie hängen zusammen mit der hypsometrischen Gliederung der Inseln. Auf die untere trockene, sterile Zone folgt eine pflanzenreiche, mit Gebüschen und Bäumen, und zu oberst Grasland, wie wir es bereits durch Darwin erfahren haben. Die *Bulimulus* der unteren Zone nehmen vorwiegend eine gestreckte, schmale Form an, um sich in den Ritzen der Lava, der sie außerdem in der Färbung sich anpassen, verkriechen zu können. Wichtiger ist aber eine charakteristische Änderung der Schalenskulptur, welche auf breiterer Grundlage im Zusammenhang mit den trockenen und salzreichen Gegenden des westlichen Nordamerikas und zugleich mit deren recenten und fossilen Landgastropoden untersucht wird und, wie Dall mit Recht bemerkt, eines der besten Beispiele bildet für die Beteiligung äußerer Bedingungen an der Umwandlung der Organismen und der Artbildung. Die Bedingungen sind einmal Perioden plötzlicher Trocknis vor dem normalen Eintritt der Trockenzeit, welche die Schnecke in einem unfertigen Zustande überraschen, und sodann, mit jenen zusammen, die Einwirkung feiner Salzstäubchen (in dem weiteren Sinne von Alkalien überhaupt). Sie treffen auf einen Mantelrand, der noch im Begriffe ist, am Periostracum weiter zu bauen, während die Mantelfläche dahinter die Kalkabscheidung besorgt. Vorzeitige Trocknis bewirkt gewissermaßen Schrumpfung des Mantelrandes, der nun das Lumen der Schale nicht mehr völlig ausfüllt. Daraus resultiert nicht nur eine unregelmäßig verengerte Mündung, sondern auch verschiedene Kalkschwielen an der Spindel und am äußeren Mundsaume. Schwächere Grade der Trocknis sind verbunden mit stärkerer Absonderung des Conchin bildenden Mantelrandes, der sich der Secrete entledigt; die stärkste Steigerung erfolgt an den Stellen, die schon vorher am meisten secernierten, d. h. an den Kreuzungspunkten von verdickten Längsrippen und von queren Zuwachsstreifen; hier bilden sich kurze Haare aus, welche demnach eine Folge von Trocknis darstellen. Salzstäubchen (im Übermaß tödlich) bewirken nur lokale Schrumpfung, und diese bekundet sich in einer unregelmäßigen Runzelung der Schale, als wenn man mit einer Nadelspitze feine Eindrücke gemacht hätte. Ein infolge von Salz und Trocknis übermäßig geschrumpfter Mantel bedingt abnormes Gewinde, als Zeichen von Degeneration und schließlichem Erlöschen. Alle diese Dinge lassen sich sowohl geologisch verfolgen wie innerhalb der lebenden Art; die ersten Umgänge pflegen glatt zu sein, dann tritt die regelmäßige Skulptur auf, und erst zuletzt gesellt sich die unregelmäßige dazu, mit allmählichem Vordringen gegen die Gehäusespitze hin und Festigung durch Vererbung. Auf den Galapagos beschränken sich diese Beobachtungen auf die untere oder obere Zone, wo die Schnecken am Boden leben und den aus der

Lava ausgewitterten Salzen ausgesetzt sind, und werden am genauesten an (*Bulimulus Simrothi*) geschildert. In der mittleren Zone leben die Schnecken vorwiegend an den Gesträuchen. Auf solchen Aufenthalt ist die Loslösung des Mundsaumes vom übrigen Gewinde zu schieben, wenn die erwachsene, durch Eier beschwerte Schale nach unten zieht, wie bei *Holospira, Cylindrella, Cyclostoma, Clausilia.*

Die Skulpturänderungen vom Apex bis zur Mündung verfolgt Dall weiter an den Schnecken von Fernando Noronha und St. Helena und kommt zu ganz ähnlichen Resultaten, an Bulimiformen und Succineen in Bezug auf Runzelung, bei den ersteren auch in Bezug auf Gaumenfalten. Ebenso auffallend ist es, daß alle Endodonten mit Gaumenfalten von Inseln stammen u. dgl. mehr.

Abhängigkeit der Kalkabscheidung von inneren und äußeren Bedingungen. Epiphragma.

Es bedarf kaum des Hinweises, daß die Schale derselben Schneckenspecies dicker und kalkiger wird, wenn sie auf Kalkboden lebt, als wenn sie vom Urgebirge stammt. Das gilt sowohl für unsere *Helix*-Arten, als für den *Limax arborum* nach Leydig. Freilich sind wir weit davon entfernt, behaupten zu können, daß und in welchem Grade die Abhängigkeit des Schalenkalks vom Bodenkalk für alle Pulmonaten zutrifft. Bisher hat sich die Beobachtung auf die Formen beschränkt, an denen die Erscheinung auffiel. Sie wird wohl am schärfsten beglaubigt durch den Kalkhunger, welcher die Schnecken auf solchem Boden treibt, leere Gehäuse toter Kameraden zu benagen. Meiner Erfahrung nach geschieht das nur von der Innenseite her, also von der Kalkschicht aus, z. B. bei den Tacheen des nordportugiesischen Granitgebietes. Immerhin sieht man den Vorgang nicht allzu häufig, und die Hauptmasse des Kalks wird wohl mit pflanzlicher Nahrung aufgenommen. Selbst unmittelbares Benagen von Kalksteinen, etwa von Mörtelstücken auf Urgebirge, beobachtete Barfurth sowohl bei der Weinbergschnecke als bei *Arion empiricorum.*

Den experimentellen Nachweis des Zusammenhanges führte Moynier de Villepoix, indem er eben ausgeschlüpfte *Helix aspersa* mit einem Gehäusedurchmesser von 2—4 mm vom August bis Dezember verschiedenen Bedingungen unterwarf. Die eine Gruppe bekam gewöhnliches Futter, die andere wurde mit Salat ernährt, der kalkfrei aufwuchs (die Nährsalze bestanden aus KCl, KNO_3, K_2SO_4, NH_4Cl und Na_2CO_3). Am Ende des Versuchs waren von den kalkfrei ernährten Schnecken viele eingegangen, die überlebenden hatten einen mittleren Schalendurchmesser von 8 mm erreicht. Die anderen hatten keine Verluste erlitten und hatten eine Schale von 11,3 mm Durchmesser im Mittel, gerade wie ihre Geschwister in der freien Natur. Die Schale des ersten Satzes war farblos, weich und durchscheinend, die des zweiten hart, kalkreich, rötlich mit braunen

Rändern. Das Mikroskop zeigte, daß in den zarten Schalen der Kalk zwar nicht fehlte, aber nur schwach abgelagert war. Die histologische Analyse des Mantels ergab interessante Differenzen. Alle Einzelheiten der normal ernährten Tiere waren normal, bei den mit kalkfreier Nahrung erzogenen war nur die Rinne mit den Globuligendrüsen unverändert; die Zellen der Bandelette waren wohl verlängert, aber beinahe auf ihre verlängerten Kerne reduziert, und die bewiesen durch den Mangel an Granulationen ihre geringe Aktivität. Das Epithel des Intestinalsacks (X, 7) war niedriger und in jeder Hinsicht kümmerlicher als das normaler oder gar in gesteigerter Schalenregeneration (s. o.) begriffener Tiere, ja als das von Tieren, die der Winterruhe entnommen waren. Es hatten mithin deutlich die kalkabscheidenden Epithelien gelitten.

Der Versuch beweist also, daß der Kalk der Schale vom Kalkgehalt der Nahrung abhängt, aber nicht absolut. Denn etwas Kalk wird trotz der völligen Unterbindung der Zufuhr monatelang abgeschieden. Er kann nur aus inneren Vorräten stammen. Und dafür, daß solche verwendet werden und zwar in der Form des Phosphates, liegen genügende Anhaltspunkte vor, allerdings leider noch nicht mit genügend scharfer Durcharbeitung. So bemerkt Biedermann, „daß gerade zur Zeit des Wachstums die Gewebe des Mantelrandes (bei *Helix*) außerordentlich reich sind an phosphorsaurem Kalk, wie sich leicht auf mikrochemischem Wege mittels Kalilauge feststellen läßt". Barfurth dagegen verlegt den Kalkreichtum des Mantels in den Herbst, wenn das Epiphragma abgeschieden wird. Vor allem aber ist Barfurths Nachweis wichtig, daß bei *Helix* der in den Kalkzellen der Leber aufgespeicherte phosphorsaure Kalk bei der Schalenneubildung Verwendung finden kann, wie sich nicht nur bei der Abscheidung des besonders phosphatreichen Winterdeckels, sondern auch bei der Reparation von Gehäuseverletzungen zeigt.

Im Hochsommer sind die Kalkzellen der Leber zahlreich und die einzelnen Zellen mit Körnern von Calciumphosphat geradezu vollgepfropft; je näher der Winter kommt, desto mehr nimmt sowohl die Zahl der Kalkzellen als auch der in ihnen liegenden Kalkkörner ab. Barfurth hat sich von dieser Tatsache nicht nur mit dem Mikroskop, sondern auch durch quantitative Analyse überzeugt. Die Bestimmung des Aschengehaltes der bei 100° C. getrockneten Leber der Weinbergschnecke ergibt zu verschiedenen Jahreszeiten sehr beträchtliche Schwankungen. Er beträgt bei eingedeckelten Tieren mitten im Winter 10,26 %. Sobald aber die Schnecken im Frühjahr den Deckel abgeworfen haben und zu fressen beginnen, steigt der Aschengehalt der Leber rapid. Barfurth fand im Mai 20,24 %, im September 25,72 % Asche in ihrer Trockensubstanz. Im Herbste unmittelbar nach dem Eindeckeln sinkt er enorm herab, auf etwa 10 %. Daher liegt die Vermutung nahe, daß der Verlust mit der Bildung des Epiphragmas unmittelbar zusammenhängt. Sie gewinnt an Wahrscheinlichkeit, durch den besonderen Reichtum des Epiphragmas an

Calciumphosphat gegenüber der Schale. Die entsprechende Analyse Wickes hat bereits Keferstein aufgenommen und nachher Doering bestätigt. Sie lautet für *Helix pomatia*:

	Epiphragma	Schale
Kohlensaurer Kalk	86,75	96,07
Kohlensaure Magnesia	0,96	0,98
Phosphorsaure Erden	5,36	0,85
Phosphorsaures Eisenoxyd . .	0,16	
Kieselerde	0,35	1,15
Organische Substanzen	6,42	0,95
	100,00	100,00

Doering fand im Epiphragma 5,867%, Barfurth 3,83% Calciumphosphat. Selbst die letzte Analyse mit dem Mindestwerte zeigt noch das hohe Übergewicht. Da nun im Mantelwulst für gewöhnlich kein Calciumphosphat, sondern nur das Carbonat sich findet und nur im Herbst vor dem Eindeckeln der Phosphatgehalt steigt, so wird Barfurths Schluß, daß der Kalk des Epiphragmas aus der Leber stammt, aufs beste gestützt, um so mehr, als das Calciumphosphat des Winterdeckels quantitativ mit dem in der Leber vor der Bildung des Epiphragmas nahezu übereinstimmt und die Leber unmittelbar nach dieser Periode außerordentlich arm daran ist.

Barfurth hat aber auch experimentell bewiesen, daß ein Zusammenhang zwischen dem Calciumcarbonat der Schale und dem Calciumphosphat der Leber besteht. Denn der Gehalt an letzterem sinkt, wenn man während der guten Jahreszeit durch Schalenverletzung die Schnecke zu Neubildung und damit zu gesteigertem Kalkverbrauch im Mantel zwingt. „Während bei normalen Sommertieren die Mineralbestandteile der Leber 25,72% der Trockensubstanz ausmachten, betrugen sie bei vier Tage vorher operierten Tieren nur noch 16,99%.“ Dazu ergaben Kontrollversuche, daß das Absinken des Aschen- und damit des Kalkgehaltes nicht auf das Fasten der Versuchstiere zu beziehen ist. Wenn Barfurth noch der Meinung war, für die Schale würde hauptsächlich der kohlensaure Kalk der Kalkdrüsen verwendet, so ist diese nicht nur durch Biedermanns Untersuchungen als falsch erwiesen, welche die Phosphatnatur der ersten Ablagerungen dartaten, sondern auch durch die Tatsache, daß die Kalkdrüsen im Mantelwulst einer bauenden Schnecke unverändert fortbestehen und ihren Kalk dem Schleim beimischen, während sie andererseits in den Epithelien, welche den Schalenkalk liefern, d. h. in der Bandelette und dem Überzug des Intestinalsacks, überhaupt fehlen. Es bleibt mithin in erster Linie das Calciumphosphat der Leber das Reservematerial, aus dem die Schnecke nach Bedarf ihr Calcium für die Schale und das Epiphragma entnimmt. Wahrscheinlich kommen in zweiter Linie auch alle die Kalkablagerungen im Bindegewebe und an den Gefäßen (s. u.) in Betracht, die vorzugsweise

aus dem Carbonat bestehen, im Sinne von Sempers Auffassung, daß sowohl die Leber wie das Bindegewebe „als eine kalkführende Vorratskammer anzusehen sei, die in Zeiten der Not und des Mangels von ihren aufgespeicherten Schätzen hergeben muß zum Gedeihen des Besitzers". Denn die Annahme, daß dem Kalk eine Aufgabe zufalle für die Festigung der Haut, daß ferner bei Nacktschnecken die Haut besonders kalkreich werde als Schutz gegen die Unbilden des Winters, wofür bisher noch keine analytischen Unterlagen gegeben sind, stehen doch auf schwachen Füßen, schon wegen des äußerst verschiedenen Kalkgehaltes benachbarter Arten, wie *Agriolimax agrestis* mit dem starken Kalkgehalt im Schleim und *Agriolimax laevis* ohne solchen; das sind aber zwei Arten, die oft genug unter denselben Bedingungen zusammenleben. Mir wenigstens scheint der Selectionswert des Kalks in der Haut namentlich der Nacktschnecken sehr gering, wenn auch selbstverständlich eine phyletische Abhängigkeit vorhanden sein wird, so zwar, daß bei *Agr. agrestis* der stärkere Kalkgehalt auf höherer Wärme und Trocknis seines Schöpfungsgebietes beruht; denn diese Faktoren begünstigen den Niederschlag des einfach kohlensauren Kalkes überall in der Natur. Untersuchungen über die Umlagerung des Calciumcarbonates, die zweifellos vorkommen, fehlen noch durchaus, für die Nackt- so gut wie für die Gehäuseschnecken. Vorläufig kann man, wie es scheint, nur mit der Phosphorsäure des Blutes oder der Hämolymphe rechnen, und auch da ist es noch schwer genug zu verstehen, unter welchen Bedingungen das schwerlösliche $Ca_3P_2O_8$ oder das leichtlösliche Diphosphat oder Superphosphat $CaHPO_4$ erzeugt wird. Jenes muß in den Kalkzellen der Leber, dieses im Blute angenommen werden.

Leichter verständlich ist es, wie aus dem letzteren die Kohlensäure das einfache Carbonat niederschlägt. Dafür scheint die Respiration verantwortlich, sowohl die der Haut, wie im Gewebe die der Muskeln. Denn die Kalkablagerungen des Bindegewebes dürften sich, wenigstens vorwiegend, auf die Nachbarschaft der Muskulatur beschränken, und es wäre zu prüfen, ob das gleichzeitige Vorkommen von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk, das André in der Fußdrüse fand (s. o.), von der näheren oder ferneren Nachbarschaft des Muskelgewebes bedingt wird. Der Mangel stärkerer geweblicher Atmung in der Leber erklärt es auch, warum in ihr nicht das Carbonat, sondern das Phosphat aufgespeichert wird.

Unter denselben Gesichtspunkt fällt aber auch der Phosphorgehalt im

Epiphragma.

Noch immer ist sein Gehalt an Calciumcarbonat hoch, und er mag zum Teil aus den Kalkdrüsen stammen, die ihr Secret für gewöhnlich dem Deckel beimischen, auch bei der Abscheidung eines durchsichtigen trockenen Schleimdeckels besonders in der Umgebung des Pneumostoms, wo das Fenster ohne weiteres durch den weißen Kalk hervortritt. Wichtig ist aber die Angabe Wickes (s. Keferstein S. 1187), daß der phosphor-

saure Kalk besonders an der Innenseite des Epiphragmas und in einzelnen Wärzchen abgelagert ist. Dieser Umstand gibt einen wertvollen Wink. Der Winterdeckel ist das einzige Schalenstück, das nicht vom aktiven Tier gebildet wird, sondern vom ruhenden, das mindestens in den Ruhezustand überzugehen sich anschickt. Damit aber wird die Atmung herabgesetzt, also die Kohlensäureabscheidung. Sie wird minimal, sobald die äußeren Lagen gebildet sind; die inneren stehen bereits unter dem Zeichen dieser Herabsetzung. Daraus folgt von selbst, daß für die Umsetzung des zuletzt abgeschiedenen Phosphats die respiratorische Kohlensäure fehlt, daher das letzte Secret sich unverändert als Calciumphosphat erhält. Diese Übereinstimmung der analytischen Tatsachen mit den biologischen bildet ein erfreuliches Argument für die oben vorgetragene Auffassung, daß in der Schale die Umsetzung des abgeschiedenen Phosphats in das Carbonat lediglich auf der von der Haut ausgeschiedenen Kohlensäure beruht.

Endlich aber dient dasselbe Argument zum Beweis, daß das Epiphragma trotz der Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung doch auf dieselbe Bildung hinausläuft wie die Schale. Beide kommen zustande durch die Secretion eines löslichen Calciumphosphats, und der Grad der Umwandlung in das Carbonat hängt lediglich von dem Grade der Aktivität ab, in welchem das Tier bei der Abscheidung sich befindet.

Ich erblicke in diesen Verhältnissen eine weitere Stütze für die oben vorgetragene Auffassung, wonach das Epiphragma ein ebensolches Produkt ist, wie die Schale, daher es sich ebenso mit dem Fuße dauernd zum Operculum verbinden konnte, wie jene mit dem Mantel.

Noch mag hier bemerkt werden, daß nicht nur die Bildung des Epiphragmas im Herbst, sondern auch dessen Abstoßen im Frühjahr mit einer Abscheidung von seiten des Tieres verbunden sein dürfte. Wenigstens sieht man es sich zunächst am Rande ablösen, was wohl nur auf chemischem Wege bewirkt werden kann.

Abhängigkeit der Schalenfärbung vom Licht.

So sehr es auch fest steht, daß namentlich bei den Gehäuseschnecken der Reichtum an bunten Farben zunimmt mit der Annäherung an den Äquator, so sehr fehlt uns das Verständnis für die näheren Beziehungen. Das Grün in der Schale vieler Chloräen ist z. B. noch gar nicht untersucht. Die Abhängigkeit vom Sonnenlicht scheint daraus hervorzugehen, daß Schnecken, die im Dunklen und im Feuchten leben, was beides meist, in unserem Klima wenigstens, zusammenhängt, eine gar nicht oder nur schwach gefärbte Schale haben, wie die Vitrinen, Hyalinen, *Vertigo*, *Carychium* usw. Dasselbe gilt von den Basommatophoren des Wassers. Bei allen diesen scheint die Färbung, wenn sie vorhanden, sich auf das Periostracum zu beschränken, während der Kalk ungefärbt bleibt.

Der einzige Versuch, der in dieser Hinsicht angestellt worden zu sein scheint, stammt von Moynier de Villepoix. Er nahm ganz junge *Helix*

aspersa mit 2—4 mm Schalendurchmesser und verteilte sie in verschiedene Flaschen. Diese wurden in weitere Gläser gesetzt und die Zwischenräume mit farbigen, möglichst monochromatischen Flüssigkeiten gefüllt. Für Blau, Rot und Grün dienten Anilinfarben, für Gelb Kaliumdichromat. Kupferoxydammoniak war auszuschließen wegen der Ammoniakdämpfe. Schwarze Deckel reichten bis zu den bunten Flüssigkeiten herab. Zur Kontrolle dienten Schnecken, die unter einer farblosen Glasglocke gehalten wurden. Eine letzte Gruppe endlich kam in einen völlig dunklen Raum. Die Tiere wurden von Anfang August gleichmäßig ernährt, indem das Futter nur abends beim Schein einer Lampe oder Kerze erneuert wurde. Das Ergebnis war auffällig genug. Die Tiere, die im Dunkeln gehalten wurden, gingen bald ein. Die übrigen wuchsen gleichmäßig heran bis zu 10 bis 12 mm Schalendurchmesser. Die in der hellen Glocke bei vollem Sonnenlicht aufgewachsenen hatten die Schale annähernd so kräftig gefärbt und gezeichnet, wie die in voller Freiheit gebliebenen. Alle übrigen hatten eine völlig unpigmentierte Schale von der gelblichen Farbe des Conchins. Die Tiere selbst dagegen waren so pigmentiert und gezeichnet wie die in Freiheit lebenden.

Daraus scheint also hervorzugehen, daß zum Gedeihen der Tiere das Sonnenlicht unerläßlich ist, daß aber nur das volle, weiße Sonnenlicht die Schalenfärbung zu erzeugen vermag. Umgekehrt ist die Färbung des Tieres vom Sonnenlicht unabhängig.

Die Ergebnisse stimmen mit den oben skizzierten Färbungen der Nacktschnecken insofern überein, als für die Pigmentierung dieser Tiere nicht das Licht, das sie wenig aufsuchen, maßgebend ist, sondern in erster Linie die Wärme. Das Schalenpigment dagegen, das aus dem Mantelepithel stammt und nicht aus den Bindegewebsschichten des Integuments, ist ein Produkt des Sonnenlichts. Ähnlich waren die Ergebnisse für die Schalen pelagischer Prosobranchierlarven. Es bleibt zu untersuchen, welcher Zusammenhang weiterhin besteht zwischen der dem Epithel entstammenden Schalenfärbung und den Cutispigmenten. Denn daß ein solcher nicht ausgeschlossen ist, haben Moynier de Villepoix und Distaso bewiesen durch die Zusammenlagerung des die Bänder der Schale liefernden Epithels und der tiefer liegenden Farbstoffe bei den Tacheen (s. o.).

Schließlich kann darauf hingewiesen werden, daß dunkles Pigment an der Innenseite der Schale, wie wir es bei Wüstenschnecken finden, nur unter einer im übrigen rein weißen Schale liegt, also unter dem Einfluß des vollen weißen Sonnenlichtes zu stehen scheint, ein Resultat, das mit den Experimenten des französischen Autors im besten Einklang stehen würde.

III. Die Sinneswerkzeuge.

Das einzige Sinneswerkzeug, das durch die ganze Reihe der Pulmonaten fast unverändert hindurchgeht, ist das sogen. Ohr, von dem es wenigstens mit einiger Sicherheit anzunehmen ist, daß es eine Statocyste

ist und zur Wahrnehmung des körperlichen Gleichgewichtes dient; die Sicherheit wird erhöht durch den Umstand, daß es keine sessilen Lungenschnecken zu geben scheint, wiewohl auch noch Vorsicht des Urteils am Platze ist. Das Auge, in seiner Leistung nahezu unbekannt, kann besonders bei Formen, die unterirdisch leben, rudimentär werden, während es auf der anderen Seite die auffälligsten Komplikationen erwerben kann, nach Struktur und Lage. Dabei scheint die ganze Haut nach Exstirpation der Gesichtswerkzeuge durch ihre dermatoptische Funktion befähigt, beinahe vollen Ersatz zu leisten. Das Gefühl sitzt wohl in der ganzen Körperoberfläche, aber nicht in der Modifikation des Drucksinnes ist das Getast entwickelt, sondern jede stärkere Berührung wird, mit Ausnahme der Sohle, ängstlich gemieden. Der Geruch mag ebenso in der ganzen Haut sitzen, als er in besonderen Organen sich steigert. Die aber können wechselnd genug sein; bald sind es die Tentakelknöpfe, bald besonders umgestaltete Fühler mit Taschen oder Drüsen, bald Osphradien im Eingang der Lunge, bald tiefer darin, bald, wie es scheint, außerhalb des Pneumostoms, und diese Osphradien können die allerverschiedenste Gestalt haben als freie Leisten oder als eingesenkte Trichter und Röhren. Der Geschmack sitzt vermutlich am oder im Munde, aber wir wissen ihn kaum gegen den Geruch abzugrenzen, und es fehlt nicht an Andeutungen, daß nicht nur der Mundeingang selbst, sondern ebenso die Mundlappen oder Lippenfühler und selbst die vorderen Fußteile sich beteiligen. In der Haut können Konzentrationen vorkommen in Sinneshügeln, die wieder den Übergang zu Riechleisten vermitteln, ja solche Organe finden sich am Hinterende des Mantels in dem Kanal, der in die Schalentasche der Nacktschnecken führt. Ja noch mehr, dieses Organ senkt sich bei den Janelliden in die Tiefe und schließt sich zum Bläschen ab, ohne Zusammenhang mit der Oberfläche, in seiner physiologischen Bedeutung vollkommen rätselhaft. Zu allem diesen kommt ein fein ausgebildeter Temperatursinn sowie eine hohe Empfindlichkeit gegen den Wassergehalt der Luft bei den Landschnecken.

Morphologisch drängt sich die Tatsache auf, daß nur ein einziges Organ konstant von den Cerebralganglien aus innerviert wird, das Ohr nämlich, zufälligerweise dasselbe, von dem diese wichtige Beziehung bei seiner Verlagerung an die Pedalganglien zu allerletzt erkannt wurde. Schließlich fällt diese Seite nicht sehr ins Gewicht, denn eine Schnecke, die sich ins Gehäuse zurückgezogen hat, bietet den Einflüssen der Außenwelt nur den Mantelrand dar.

Wie dem auch sei, die Sinne der Pulmonaten sind ein wahrer Proteus an Vielseitigkeit und Verschwommenheit, meist mit Ausnahme der Statocyste, beinahe von einem embryonalen Mangel an Ausprägung, wobei es nur auffällt, daß jede noch so geringe Stufe der Differenzierung mit Zähigkeit festgehalten wird.

In mancher Hinsicht kann man einen prinzipiellen Unterschied zwischen Land- und Wasserformen machen: die Landschnecken geben

ihren Tentakeln eine höhere Ausbildung, die schon durch die Fähigkeit des Rückzuges anatomisch gekennzeichnet wird, ebenso bringen sie ihre Augen, sofern nicht Anpassung an Dunkelheit eine Rudimentation bewirkt, auf eine höhere Stufe, während die Basommatophoren geradezu den Weg der Rückbildung betreten zu haben scheinen. Doch sind die Unterschiede im ganzen nicht bedeutend.

Das Gefühl.

Bei der Unmöglichkeit, die Qualitäten der Sinneseindrücke in der Haut genügend auseinander zu halten und die physikalische Seite, d. h. das Getast, von der chemischen, den Geruchs- und Geschmacksempfindungen genügend zu trennen, bleibt kaum etwas anderes übrig, als einerseits die morphologischen, andererseits die biologischen Tatsachen zusammenzustellen und mit den relativ reichen Untersuchungen über die Histologie der sensitiven Nervenendigungen in Verbindung zu bringen. Von der allgemeinen Grundlage aus sind dann die Übergänge zu den Sondergebieten zu verweisen.

Morphologische Lokalisierung und Sonderung.

Man kann zwischen schärfer abgesetzten und mehr verschwommenen Lokalisationen unterscheiden. Zu letzteren gehört

die Sohle.

Plate hält des in der Sohle vorkommenden gangliösen Nervennetzes wegen die Soleolae der Soleoliferen für feine Tastwerkzeuge, ein durchaus zweifelhafter Punkt, da die anatomische Struktur ebensogut auf die Lokomotion bezogen werden kann. Die Aulacopoden unter den Lissopoden sprechen um so mehr für die letztere Auffassung, da das entsprechende Gangliennetz sich vorwiegend über dem locomotorischen Mittelfeld ausbildet (s. u.). Im allgemeinen muß der Vorderrand der Sohle als ein bevorzugtes Sinneswerkzeug gelten, aber, wie es scheint, in sehr verschiedenem Sinne. Einmal scheint die Berührung dieser Stelle, wenn sie frei in der Luft war, mit einem Fremdkörper die locomotorischen Wellen auszulösen, so daß die Tastempfindung klar hervortritt, bei den Limnäen aber soll derselbe Vorderrand in den Dienst der Geschmackswahrnehmungen treten (s. u.). Von erhöhter Empfindlichkeit erscheint wohl der Sohlenrand namentlich da, wo er durch eine Suprapedalrinne scharf abgesetzt ist. Doch fehlt hier der Nachweis reicherer Innervierung, wenigstens beinahe (s. u.).

Die Fühler.

Die allgemeine Form und Verbreitung ist oben angegeben. Für die lissopoden Stylommatophoren kann es als Gesetz gelten, daß die beiden Paare der einstülpbaren Tentakel, soweit sie vorkommen, durchaus denselben Bau haben, wozu nur bei den Ommatophoren das Auge tritt. Eine besondere Beachtung verdienen indes die Janelliden und die Soleoli-

teren, schon um deswillen, weil bei ihnen der Zusammenhang ihrer Muskulatur mit einem Columellaris fehlt. Dazu kommt die Schwierigkeit der Homologisierung insofern, als die vorderen, unteren Fühler nach Sarasins als Sonderungen des dritten Tentakelpaares oder der Mundsegel der Lissopoden betrachtet werden. Man könnte also die Tentakel schlechtweg auf zwei Paare zurückführen, die echten Tentakel und die Lippensegel. Dann wäre das zweite Paar, d. h. die unteren, vorderen kleineren Fühler als letzte Neuerwerbung anzusehen. Das stimmt zu den Verhältnissen der Basommatophoren, welche außer den Mundsegeln durchweg nur ein Paar Fühler besitzen, soweit sie nicht ganz fehlen (*Gadinia*, *Siphonaria*)*). Die letzteren aber zeigen allerlei Sonderbildungen. Es dürfte also der phylogenetischen Folge vielleicht am besten entsprechen, wenn wir die beiden Kategorien besonders behandeln, die Kopf- und die Lippententakel, wobei freilich die kleinen unteren Fühler der Stylommatophoren beiden Kategorien als Übergangsglied zugeteilt werden können.

Die Kopftentakel.

Sämtliche lissopode Stylommatophoren bilden den scharfen Gegensatz zu den Basommatophoren durch die Einstülpbarkeit der Tentakel. Die Soleoliferen stellen sich zwischen beide. Während die Vaginuliden nur den Kopf zurückziehen unter die Mantelkappe, stülpen die Oncidiiden die Fühler ein bis auf *Oncis montana* und *Oncidina australis*, die nur die Spitze gegen die Basis einzuziehen vermögen, nach Plate. Die Einstülpung verlangt vielfach eine besondere

Muskulatur.

Bei den Stylommatophoren, welche die Verbindung der Fühlerretractoren mit dem Columellaris entweder noch nicht erworben oder wieder aufgegeben haben, findet sich eine Anzahl besonderer Muskeln, die aus dem benachbarten Integument entspringen. Man hat wohl anzunehmen, daß sie die ursprüngliche Anlage darstellen und erst nachträglich mit dem Spindelmuskel in Zusammenhang treten. Daraus würde folgen, daß solche Muskeln auch da, wo sie neben dem entsprechenden Columellariszweig vorkommen, bei den Testacellen nämlich, derartige alten Reste sind, dem altertümlichen Charakter dieser Schnecken entsprechend. So beschreibt Plate, welcher die Fühlermuskeln einer Anzahl von *Testacella*-Arten in ähnlichem Sinne verfolgt wie ich (s. o.), der dabei noch auf die allmähliche Verstärkung des linken Muskels infolge der durch die Genitalien bewirkten inneren Asymmetrie hinweist, zwei feine Bündel,

*) Man möchte hier betreffs des Fühlermangels ein Fragezeichen anbringen. Bei *Siphonaria* wurden die Augen verschiedentlich übersehen, nach Köhlers Angabe vermutlich wegen ihrer versteckten Lage; sie können retrahiert werden und liegen dann am Boden einer Tasche. Daraus scheint zu folgen, daß sie beim Hervorstrecken auf die Spitze einer Hervorragung, eines Tentakels kommen.

Protractoren, „welche am Hinterende des eingestülpten Fühlers entspringen und sich an dem Kopfintegument neben der Mundöffnung inserieren. Der eine begleitet die obere, der andere die untere Fläche des zugehörigen Fühlers. Das Hervorstülpen derselben ist demnach nicht ausschließlich Folge des gesteigerten Blutdrucks".

Bei den Janelliden wird das Tentakel durch verschiedene Muskeln bewegt, die aus dem umgebenden Integument entspringen. Als höchste Gliederung kann wohl die von *Triboniophorus* gelten, bei dem Pfeiffer vier Retractores posteriores und zwei Retractores anteriores unterscheidet.

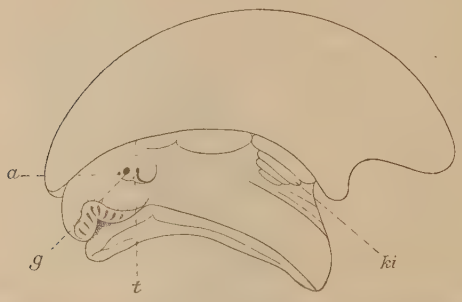
Die Soleoliferen verhalten sich ziemlich verschieden. *Atopos* hat jederseits einen Retractor, der ähnlich wie bei manchen Testacellen an der seitlichen Sohlengrenze entspringt, der rechte etwas weiter vorn als der linke. Sie gabeln sich, und ihre Zweige gehen ungefähr nach den beiden Tentakeln jederseits, ohne daß sie jedoch zu echten Fühlerretractoren würden; sie fassen vielmehr neben den Fühlern an, an der Haut des Kopfes, die sie im ganzen zurückziehen. Bei *Vaginula* wird zwar der Fühler ebensowenig eingestülpt, wie erwähnt, aber der Kopfretractor, aus mehreren schwächeren vorderen, und einem stärkeren, hinteren Bündel verschmolzen, geht doch unmittelbar zum Ommatophoren, dessen Retraction zugleich die des Kopfes bewirkt. So wenigstens bei *V. Leydigi*. Bei den Oncidien haben die Tentakel je einen kurzen Retractor, der am Boden der Leibeshöhle auf der Höhe des hinteren Pharynxendes entspringt und die Einstülpung besorgt (Plate). Er fehlt bei *Oncis montana* und *Oncidina australis* (s. o.), deren Fühler zwar auch hohl, aber hinten durch eine Muskelplatte geschlossen sind. Im inneren Hohlraum sieht man feine Muskelbündel zur Spitze ziehen, die sie einstülpen. Hier liegt ein Übergang zu den Basommatophoren vor. Die Vaginuliden bilden einen zweiten zu den Auriculiden insofern, als die Haut des Tentakels unter dem Zug der Muskulatur sich in Ringe oder Reifen zusammenschiebt, die nur die Spitze freilassen. Denn die Hauptmasse des Fühlers ist ein Hohlcylinder aus Längsmuskelfasern, die sich allmählich ins Epithel verlieren, ohne den Endknopf zu erreichen.

Form.

Die allgemeine Form der Kopftentakel s. o. Unter den Stylommatophoren zeigt wohl *Vaginula* in den Ommatophoren noch die meisten Differenzierungen, so gering sie sein mögen; der Querschnitt ist bald rundlich, bald abgeflacht elliptisch, bald mehr dreieckig, indem die mediale Seite sich abplattet und durch Kanten gegen die untere und obere Fläche absetzt. Wesentlich ist der rundliche Endknopf aller Stylommatophoren mit dem excentrisch gelegenen Auge, die von deutlicher Cuticula bedeckte Sinneskalotte nach Sarasins Bezeichnung. Sie birgt das große Ganglion des Tentakelnerven, neben dem der Augennerv, wie es scheint, überall gesondert dahinzieht. Unter den Basommatophoren ist eine nervenreiche

Anschwellung an der Außenseite der Basis von Bedeutung, als lappenartiger Vorsprung bei den Planorbiden, zur Tasche vertieft bei *Miratesta* und *Protancylus* und bei beiden von einem tassenförmigen Ganglion umfaßt (XII 1). Hier haben wir also eine zweite Lokalisierung der Sinneswahrnehmung, die auf dem Lande nur der Fühlerspitze zukommt.

Fig. 58.



Protancylus adhaerens Sar. *a* Auge. *g* kontrahierte Fühlergeißel. *ki* Kieme. *t* Fühlertasche. Nach Sarasin.

Die unteren oder vorderen Fühler der lissopoden Stylommatophoren entsprechen in ihrem anatomischen Bau durchaus den oberen. Auf die Soleoliferen kommen wir gleich zurück.

Die Lippententakel.

Wenn Sarasins Auffassung berechtigt ist, wonach die unteren Fühler der Vaginuliden den Mundsegeln der übrigen zum Teil entsprechen, dann erhalten wir in diesen Organen einen beträchtlichen Reichtum von Formen, die aber das Gemeinsame haben, daß sie niemals eingestülpt werden können. Am längsten bei den Glandinen, zerfallen sie bei *Bulimus ovatus*

Fig. 59.

Atopos. *A* Kopf von rechts. *B* Schnitt durch den Mundlappen und das untere Tentakel. *ah* Atemhöhle. *d* After. *ml* Mundlappen. *mlg* Mundlappenganglion. *om* Ommatophor. *ro* Schnauze („Rüssel"). *sb* Sinnesband des Mundlappens. *ut* unteres Tentakel. Nach Sarasins.

in eine Reihe von Papillen. Doch scheint diese Angabe, die aus Férussac in Kefersteins Bearbeitung übergegangen ist, der Bestätigung zu bedürfen. Wenigstens fiel Plate, welcher lebende Exemplare vorhatte und

die Mundsegel ausdrücklich beachtete, die Bildung nicht besonders auf. Bei den Oncidiiden unterscheiden sie sich nicht weiter von der gewöhnlichen Anlage, bei Atopiden oder Rathouisiiden aber und Vaginuliden werden sie zu einem breiten Tentakel, das gespalten erscheint. Und hier kommt Sarasins Auffassung zur Geltung, wonach wir es mit einer Verschmelzung oder bessermit einer ursprünglichen gemeinsamen Anlage von Lippenfühler und unterem Tentakel zu tun haben.

Zum Verständnis ist der Bau der gewöhnlichen Lippenfühler notwendig. Leydig zeigte, daß die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei den Tentakeln, nur ist an Stelle der uhrglasförmigen und ständigen Sinneskalotte die sensitive Partie anders orientiert: es ist die gestreckte untere Fläche. Hier findet sich subcutan ein Ganglion, dessen Nerv sich von dem des kleinen Tentakels abzweigt. Dazu kommt noch ein großer Drüsenreichtum, bei *Limax arborum* als weißlicher Ballen sichtbar. Er besteht aber nur aus langhalsigen einzelligen Drüsen, die sich zu Paketen gruppieren. Die Drüse bedingt mithin den wesentlichen Unterschied gegen die Tentakel. Unterstützt wird die Zugehörigkeit der Lippententakel und der unteren Fühler noch durch die Gleichzeitigkeit der Anlage während der Embryonalentwicklung von *Limax maximus* nach Meisenheimer.

Die Vaginuliden haben nun die Anlage noch zu einem einheitlichen Organ verschmolzen, die Rathouisiiden trennen schon etwas mehr. *Vaginula* hat die komplizirte Drüse, wie ich sie bei *V. Leydigi* zeichnete (IX, 12, 13). Doch scheinen hier stärkere Abweichungen vorzukommen, denn bei *V. boviceps* ist sie nach Sarasins tubulös und geknäuelt nach Art unserer Schweißdrüsen. Die Spitze des Organs, über der Drüse, entspricht dem kleinen Tentakel mit der Sinneskalotte; es wird, nach Strubell, fortwährend eingezogen und wieder hervorgestreckt. Die Einziehung beruht weniger auf Einstülpung als auf einfacher Retraction. Bei *Vaginula* soll das Ganglion den Grund der eingestülpten Höhle umfassen. *Atopos* hat ein Ganglion, das rosenkranzförmig aufgelöst ist; die Mundlappendrüse ist kein schlauchförmiges Organ, sondern besteht aus gehäuften Phiolenzellen. Dazu kommt, im Gebiet derselben Nervenwurzel, das gesonderte Ganglion für das kleine Tentakel, das hier nicht retrahierbar ist (Textfig. 59).

Histologisches.

Ohne noch auf die Nervenendigungen im einzelnen einzugehen, ist doch zum weiteren Verständnis wenigstens darauf hinzuweisen, daß wir, seit Flemmings genauen Untersuchungen, als ein letztes percipierendes Element die Sinneszelle haben, scharf geschieden vom Epithel durch ihre Form, ihr Verhalten gegen Färbemittel, in dem sie sich den Nervenzellen anschließt, und zumeist durch ihre Lage. Denn wiewohl sie noch im Epithel liegen kann, rückt sie ebensooft in tiefere Schichten und läßt nur ihren peripherischen Fortsatz an die Oberfläche treten. Dadurch kommt

eine schärfere Trennung zwischen dem Sinnesepithel und dem Ganglion, das von ihm wegrückt, nach der Tiefe zu, zustande.

Wichtig dürfte aber die Angabe des Sarasins sein, daß in den Lippententakeln von *Atopos* das Sinnesepithel noch die embryonale Stufe bewahrt, in der das Ganglion sich noch nicht vom Ectoderm gesondert und zurückgezogen hat. Das Sinnesband (Textfig. 59 *s b*) besteht aus außerordentlich verlängerten Epidermiszellen, deren Kerne an die Basis gerückt sind. Eine Grenze zwischen diesem Epithel und dem Ganglion darunter gibt es nicht. Man hat wohl in dieser wunderlichen Primitivität nicht nur ein Argument zu erblicken für die Auffassung der Sarasins, daß die Mundlappen von *Atopos* noch das Stadium bewahren, auf dem sich das Organ noch nicht in Lippenfühler und untere Tentakel differenziert hat, sondern für die primitive Stellung von *Atopos* schlechthin.

Außerdem mag noch auf die eigenartigen großkernigen Zellen hingewiesen werden, welche in den Tentakeln der Stylommatophoren im Hohlraum des Retractors neben dem Ganglion liegen. Flemming konnte an *Helix* nicht unterscheiden, ob sie gangliöser oder drüsiger oder bindegewebiger Natur sind. Gehäuft, lassen sie doch weder Ausmündungen noch Verbindungen erkennen. Beutler läßt für die Elemente von *Paryphanta* dieselbe Unsicherheit bestehen. Ich habe sie oben dem Bindegewebe zugeordnet (s. o.).

Der Kopf im allgemeinen.

Haben wir in den verschiedenen Tentakeln die Steigerung und Lokalisierung der Sinneswahrnehmungen verfolgt, so muß doch dem Kopfende als Ganzem eine besondere Empfindlichkeit zugesprochen werden gegenüber dem übrigen Integument. Dafür spricht die reiche Innervierung. Namentlich scheinen bei den Stylommatophoren die Runzeln um den Mundeingang bevorzugt, in denen die Nerven zu kleinen Ganglien anschwellen können. Doch ist dieses Kapitel noch wenig durchgearbeitet.

Der Mantel als Tastorgan.

Für die Nacktschnecken, namentlich die Limaciden, wird man nach dem biologischen Verhalten behaupten dürfen, daß die Mantelkappe eine der Körperstellen ist, die mit der geringsten Empfindlichkeit begabt sind. Sie stellt wohl in dieser Hinsicht das Maximum dar. Das Tier preßt sie auf Reiz gegen den Boden, und im Vorspiel zur Copula scheint es ihm nichts auszumachen, ob der Partner mit der Radula große Stücke herausleckt (s. u.).

Den Gegensatz dazu bildet unter den Basommatophoren *Physa*, deren fingerförmige Mantelfortsätze sich von beiden Seiten auf die Schale hinaufschlagen. Da sie mit Nerven gut ausgestattet sind, nach Lacaze-Duthiers, wird man als eine ihrer Funktionen ein feines Gefühl betrachten dürfen. Der erweiterte Mantelrand von *Amphipeplea* contrahiert sich stark bei Be-

rührung. Ähnliches sah ich bei atlantischen Vitrinen, deren erweiterte Mantellappen auf mechanischen Reiz sich schnell auf die normale Größe zusammenzogen. Im übrigen wissen wir leider von der Bedeutung der Mantellappen für das Gefühl so gut wie nichts.

Sinneshügel in der Haut von *Atopos*.

Das Notum von *Atopos* ist mit feinen Warzen bedeckt, welche im Querschnitt den Eindruck von Sinneshügeln machen. Doch fehlt jeder nähere Beweis. Man kann eine Hindeutung auf ihre sensitive Natur wohl darin erblicken, daß sie auch in der Sohlenrinne, welche den Fuß vom Mantel scheidet, vorkommen (1014). An dieser versteckten Stelle scheint jede andere Leistung, namentlich die Parallele etwa zu den Runzeln der gewöhnlichen Landschnecken, ausgeschlossen. Doch ist auch hier nähere Untersuchung abzuwarten.

Vermutlich wären hier die Rückenpapillen der Oncidiiden, ihre Ausstattung mit Nervenendigungen und Umwandlung zu Tastorganen anzuschließen. Doch sollen diese, da sie theoretisch mit den Rückenaugen in Verbindung gebracht wurden, beim Sehorgan ihren Platz finden (s. u.).

Das Sinneswerkzeug am hinteren Mantelumfange der nackten Lissopoden, das postpalliale Organ (XII, 2—6).

In seiner Bedeutung noch rätselhaft ist das Organ, das Täuber neben dem von ihm entdeckten Kanal, welcher die Schalentasche mit der Außenwelt verbindet, bei unseren Nacktschnecken auffand, wenigstens bei den Limaciden. Bei *Arion*, wo der Kanal von der vorderen Hälfte der Schalentasche nach außen geht, bleibt das Sinneswerkzeug gleichwohl in der Medianlinie am hinteren Mantelumfang liegen und kennzeichnet dadurch seine Beziehung zu diesem Punkt, während das Zusammentreffen mit dem Schalengang nur zufällig und unwesentlich ist. Das Organ besteht aus einer Vertiefung, die bei *Limax maximus* eine Höhle von $^1/_2$ cm Länge darstellt und einen engeren Eingang hat, der am lebenden Tier nicht zu sehen ist. Das Gegenstück bildet *Arion*, bei dem eine nur flache Grube sich unter dem schwach vorspringenden Mantelrand verbirgt. Während die Höhle mit abgeflachtem Epithel ausgekleidet ist, erhebt sich quer herüber eine deutliche Sinnesleiste, die bei *Limax arborum* sogar in zwei parallele Querwülste sich sondert. Bei *Arion* erscheint die Leiste lediglich als eine Verdickung an der Unterseite der vorspringenden Mantelränder. Bei *Amalia* läuft, soweit ich Täuber verstehe, die Leiste in einem nach hinten konvexen Bogen, so daß Schnitte durch die vorderen Teile jederseits einen Wulst zeigen.

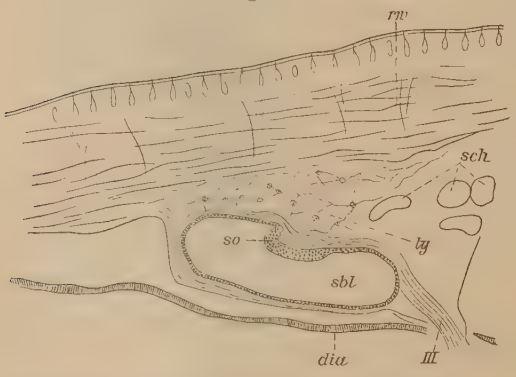
Bei *Gigantomilax* nun ist die Höhle dadurch, daß das Integument am Eingange verwächst, zum Sinnesbläschen geschlossen. Damit haben wir dasselbe Organ, das von Plate bei den Janelliden entdeckt und von

seinen Schülern überall bestätigt wurde. Die Übereinstimmung geht so weit, daß wir ebenso entweder nur die einheitliche mediane Leiste haben, oder daß sie sich nach vorn gabelt. Und da die Innervierung von den Visceralganglien aus (s. u.) die gleiche ist, so kann die Homologie der verschiedenen Organe nicht länger zweifelhaft sein.

Histologisches.

Das Epithel der Leiste ist verlängert. Dadurch, daß sich die Sinneszellen drängen und ihre Kerne in verschiedenem Niveau liegen, kann es mehrschichtig erscheinen. Überall ragen die Sinneshärchen über die Oberfläche heraus. *Arion* bietet mehrfache Eigentümlichkeiten. Einmal sind noch einzellige Schleimdrüsen eingeschaltet, sodann zeichnen sich die Sinneszellen, sofern sie richtig gedeutet wurden, durch ihre Fortsätze aus. Sie stehen besonders weit über die Oberfläche hervor, sind bald einfach haarförmig, bald verdickt, gebogen, am Ende keulen- oder löffelförmig erweitert.

Fig. 60.



Sagittalschnitt durch das Ende der Mantelregion von *Janella Schauinslandi* Pl. *dia* Diaphragma. *ly* Lymphraum. *rw* Rückenhaut. *sch* Schalenkammern. *sbl* Sinnesblase. *so* deren Sinnesepithel. III Nerv. Nach Plate.

Deutung.

Solange nur das geschlossene Sinnesbläschen der Janelliden bekannt war, konnte man die Aufgabe in verschiedener Richtung erblicken, in der Wahrnehmung von Druck- oder Temperaturschwankungen. Geruchsperception erschien als ausgeschlossen. Täuber greift zur Erklärung jetzt auf die entwicklungsgeschichtliche Tatsache zurück, daß nach Meisenheimer die erste Anlage der Lungenhöhle sich in der Medianlinie am Hinterende des Mantels einstülpt. Er möchte daher die Sinnesgrube für den Rest der ursprünglichen Atemhöhle halten und erblickt in der Sinnesleiste ein Osphradium. Möglich, daß die Erklärung in dieser Richtung zu suchen ist. Es versteht sich von selbst, daß das geschlossene Bläschen der Geruchswahrnehmung unzugänglich ist, und man hätte entweder einen Funktionswechsel anzunehmen oder aber auf die geringe Differenzierung der Sinnesqualitäten in der Schneckenhaut im allgemeinen zurückzugreifen (s. u.).

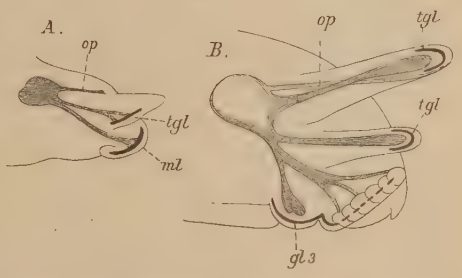
Der Geruch (XII, 7—9).

Man hat, soweit überhaupt Lokalisationen vorkommen, zu unterscheiden zwischen den Organen des Kopfes und den Osphradien, die mit dem Mantel und den Atemwerkzeugen verknüpft sind. In vielen Fällen werden besondere Anlagen vermißt, bei den Oncidiiden, bei *Paryphanta*, bei den meisten Stylommatophoren, und dann hat man vorläufig die Fühler als einzige Geruchswerkzeuge zu betrachten. Zweifelhaft und vermutlich auszuschließen ist die Fußdrüse.

Geruchswerkzeuge am Kopf.

Die Sinneskalotte der Fühler der Stylommatophoren wird allgemein als das Organ angesehen, das neben dem Getast dem Geruch dient. Wenig beweisend allerdings sind die Versuche mit stark riechenden Substanzen, die außerhalb der normalen Lebensverhältnisse liegen und doch zu physiologischen Experimenten oft gebraucht wurden, wie Ammoniak und Terpentin. Wichtiger ist das Benehmen der Tiere gegenüber duftender Nahrung, z. B. des *Arion* gegenüber einer Birne, Versuche, die früh schon oft ausgeführt wurden, seit dem achtzehnten Jahrhundert. Die Schnecke wendet die Tentakel und den Kopf dahin, wohin die Frucht gelegt wird.

Fig. 61.



A Kopf von *Limnaea*, *B* von *Helix*. *gl*3 Mundlappenganglion. *ml* Mundlappen. *op* Opticus. *tgl* Tentakelganglion. Die kräftigen Linien = Sinneskalotten. Nach P. Sarasin.

Eine Differenzierung dürfte bei den Basommatophoren des Wassers sich vollzogen haben, welche die Außenseite der Basis besonders umbilden. Der Beweis wird allerdings kaum möglich bei dem lappenartigen Vorsprunge von *Planorbis*, wohl aber da, wo sich diese Stelle zur Tasche einstülpt, bei *Protancylus* und *Miratesta* (s. o.). Hier liegt die Annahme der Geruchsempfindung am nächsten. Und da die Tasche nach Sarasins ihr Ganglion hat und außerdem das Auge ihr benachbart ist, so hat man wohl mit ihnen in dem eingesenkten Sinnesepithel das Homologon der Sinneskalotte der Stylommatophorententakel zu erblicken. P. Sarasin gelang es schon früher (984), namentlich bei jungen Basommatophoren, das basale Ganglion im Fühler allgemein nachzuweisen, nach der Außenseite zu unter der Haut, bei *Planorbis, Limnaea, Physa, Ancylus*. Danach würde die Fühlergeißel dieser Tiere als sekundäre Erwerbung zu betrachten sein (Textfig. 61). Den Anfang zur Einsenkung bildet eine Rinne an der Unterseite des Tentakels von *Physa*, die Lacaze-Duthiers beschrieb

(851, XIII, 1), die aber nach P. Sarasin nur zeitweilig durch Contraction entsteht. Nach der anderen Seite würde die Tasche zu einem besonderen Geruchsfühler auswachsen können, nämlich zum Rhinophor der Opisthobranchien.

Osphradien am Mantel (XII, 7, 8, 9).

Gerade wie am Kopfe liegen am Mantel entweder erhabene Sinnesleisten, die man der Sinneskalotte der Tentakel homologisieren kann, oder eingesenkte Taschen. Die Homologisierung kann weiter geführt werden, denn die erhabenen Leisten gehören den Landschnecken, die Taschen den aquatilen Basommatophoren an. Rechnet man das postpalliale Organ der Nacktschnecken hierher, so tritt die Beziehung zu dem Atemwerkzeug nur dann klar hervor, wenn man mit Täuber die Sinnesgrube als Rest einer ursprünglichen Lungenhöhle betrachtet. Die übrigen verbinden sich mit der Atemhöhle in verschiedener Weise; zumeist liegen sie am Eingang, bei *Testacella* rücken sie ins Innere, bei Urocycliden und anderen Nacktschnecken bleiben sie, wenn meine Deutung richtig ist, außerhalb des Pneumostoms, an das sie sich aber unmittelbar anschließen; dazu kommen dann noch Reste, die bloß noch durch die Innervierung angedeutet sind.

Wir erhalten damit etwa folgende Kategorien:

α) das postpalliale Organ der Nacktschnecken,
β) die Osphradialleiste in der Lunge von *Testacella*,
γ) das Osphradium am Eingang der Atemhöhle von *Siphonaria* und anderen Basommatophoren,
δ) das Lacazesche Organ der Basommatophoren,
ε) die prä- oder subpalliale Leiste lissopoder Nacktschnecken,
ς) ein Ganglion als Rest des Osphradiums bei *Helix* und andere Reste.

α, bereits besprochen, sowie ε und ς haben noch als fraglich zu gelten, β, γ und δ bilden den gesicherten Bestand.

β) Plate fand bei allen fünf von ihm untersuchten Testacellaarten eine kurze Sinnesleiste im hintersten Teil der Lungenhöhle neben dem Ureter nahe dem Atemloch. Sie erhebt sich zu verschiedener Höhe, im Maximum so, daß der Querschnitt nahezu kreisförmig wird (954). Die histologische Ausbildung wechselt. Das wimpernde Epithel ist bei *T. Gestroi* noch hoch, und seine Zellen sind in dem vorderen Teil der kurzen Leiste noch nicht zu Sinneszellen differenziert. Weiterhin werden einzelne zu solchen, indem sie unten in eine Nervenfibrille sich verlängern, die sich mit dem darunter liegenden Nerven oder dessen Fibrillennetz verbindet. Der Nerv enthält einige Ganglienzellen. Das Gegenstück dazu zeigt ein niedriges Flimmerepithel, unter dem die reichlichen Sinneszellen liegen. Da ihre Kerne verschiedene Höhe einhalten, machen sie den Eindruck einer mehrfachen Schichtung. Sie sind bipolar; der distale Fortsatz ragt als Sinneshaar über die Cilien hinaus, der proximale durchbricht die

strukturlose Membran, welche den etwas gangliös angeschwollenen Nerven umschließt. Auch hier sind die Ganglienzellen nicht größer als die Sinneszellen.

Wir haben mithin hier ähnliche Entwicklungsstufen noch vor uns, wie sie vorhin von den Lippenfühlern zu melden waren. Weiteres unter ζ.

γ) *Siphonaria* hat nach Köhler und Haller am Eingang der Atemhöhle im vorderen Umfange, dem abgetrennten Teile des Haftmuskels (s. o.) angeschmiegt, ein gangliöses Organ, das von dem gleichen Parietalnerven versorgt wird. Leider erfahren wir nichts von der intimeren Struktur, der Größe der Ganglienzellen u. dergl.

Nach Bouvier hat *Amphibola* ebenfalls ein gut entwickeltes flaches Osphradium an der linken Wand des Pneumostoms, und bei *Latia* hält es nach Pelseneer als runde Platte dieselbe Stelle ein wie bei *Siphonaria*,

δ) Ebenfalls am Eingang der Atemhöhle der Basommatophoren liegt das von Lacaze-Duthiers entdeckte Organ, das er für ein neues, eigenartiges Sinneswerkzeug hielt. Ich versuchte es mit der biologischen Eigenart in Verbindung zu bringen, die den Tieren nur erlaubt, nahe der Oberfläche ihr Pneumostom zu öffnen, glaubte ihm also Druckempfindung zuschreiben zu sollen. Spengel erkannte nach der Innervierung die wahre Bedeutung als Osphradium. Plate möchte trotzdem noch eine Beziehung zur Oberfläche festhalten. Die Tiere sollen das Wasser auf seine Reinheit prüfen, wobei nur schwer verständlich ist, warum diese Untersuchung nicht in allen Schichten gleich gut gelingen soll. Bernard gab dann eine nähere Schilderung der Struktur bei *Planorbis*. *Sarasins* fügten eine kurze Beschreibung von *Protancylus* hinzu, Pelseneer ergänzte die Kenntnisse an anderen Gattungen, kurz wir sind im allgemeinen orientiert.

Der Unterschied gegen die Osphradialleiste, wie wir sie außer den Testacellen von so vielen Vorderkiemern kennen, ist ein doppelter. Das Epithel senkt sich zu einem einfachen oder gespaltenen Blindsack ein, und der wird von einem Ganglion umfaßt, das nicht nur die kleinen Ganglienzellen enthält, welche bei ihrem geringen Quantum von Cytoplasma den Sinneszellen am nächsten stehen, sondern dazu größere von dem Typus der echten Nervenzellen im Schlundring, mit großem Nucleus usw.

Der Blindsack senkt sich zunächst wenig ein bei *Chilina*, bei *Ancylus*, wo das Organ trotz dem Schwunde der Lungenhöhle erhalten bleibt, bei *Gundlachia* und *Protancylus*. Er vertieft sich stärker bei *Planorbis*, *Physa* und *Bulimus* (*Pulmobranchia* Pelseneer), er gabelt sich bei *Limnaea* und *Amphipeplea*. Nach Pelseneer ist er beim Embryo einfach; die Vertiefung und Gabelung tritt erst nach dem Ausschlüpfen ein.

Die Auriculiden haben kein differenziertes Osphradium mehr, doch trägt *Auricula myosotis* an einer Bifurkation des rechten Mantelnerven nach Pelseneer noch ein kleines Ganglion, das indessen nicht unmittelbar dem Epithel anliegt und daher in seiner Beziehung fraglich bleibt.

ε) Bei *Parmacella* fand ich unter der Mantelkappe eine starke Leiste, die sich vom Pneumostom aus nach links an der Unterseite der Kappe bis über die Mittellinie des Körpers hinüberzieht unmittelbar an der Wurzel der Kappe, wo sie an die Nackenwand des Körpers stößt. Eine Rinne scheidet sie noch von dieser Linie. Da ein starker Pallialnerv hier entlang zieht und seine Zweige in die Leiste entsendet, da ferner in der Leiste Massen verzweigter Zellen sich fanden, welche ich nur für Ganglienzellen halten konnte, nahm ich keinen Anstand, das Organ als Osphradium anzusprechen. Die Untersuchung unserer einheimischen Nacktschnecken *Arion, Limax* und *Amalia* ergab eine ähnliche, aber weit schwächere Leiste, die an und für sich keinen Anhalt geboten haben würde zu solcher Deutung, die ich aber, lediglich auf Grund der Befunde an *Parmacella*, in die Interpretation mit einbezog. Plate hat nun die Leiste an den deutschen Funden auf Schnitten nachuntersucht und ist zu dem Schluß gekommen, das sie keine Sinnesleiste sei; die verzweigten Zellen, die auch hier vorkommen, sollen Bindegewebszellen sein.

Fig. 62.

Nackenleiste von Parmacella, von unten. d_4 Enddarm. Nach Simroth.

Daraus zieht er den Schluß, daß meine ganze Annahme irrtümlich sei. Ich habe nun später an neuem, aber für histologische Zwecke noch immer unvollkommen konserviertem Material der asiatischen *Parmacella* die Frage wieder aufgenommen. Es hat sich ergeben, daß ein typisches Organ mit einem dichten Lager besonderer Zellen, die ich vorläufig für Ganglien- und Sinneszellen halte, und die sich auf die Leiste und Rinne beschränken, vorhanden ist. Noch mehr: gerade über der Rinne, der Rückenfläche etwas mehr genähert, läuft bei derselben *Parmacella* jene innere Conchinabscheidung, die ich oben beschrieb. Sie bildet ein Gerüstwerk gerade über der Leiste, von derselben Form.

Während sonst in der Mantelhaut die Muskelfasern ziemlich spärlich verlaufen, ziehen sie von dem Gerüst in gedrängter Masse schräg nach vorn und unten herab zur Leiste. Es liegt mithin nahe, anzunehmen, daß die Muskulatur die Leiste emporzieht und somit einen leeren Raum schafft, welcher von der Nachbarschaft des Pneumostoms aus

die Luft aspiriert. Die Bedingungen für ein Osphradium erscheinen vollauf erfüllt.

Kürzere Leisten, mehr auf die Nachbarschaft des Pneumostoms beschränkt, finden sich bei manchen afrikanischen Urocycliden, *Trichotoxon* z. B., weit stärker als bei den Limaciden. Noch fehlt aber bisher passendes Material zur näheren Untersuchung. Die ganze Kategorie muß daher vorläufig in ihrer wahren Bedeutung noch als fraglich gelten. Da es sich um Formen handelt, welche noch nicht zur völligen Überwachsung der Schale übergegangen sind, so ist es möglich, daß auf dieser besonderen Stufe auch die Ausbildung einer neuen Form des Osphradiums unter Verschiebung auf die äußere Körperoberfläche angebahnt ist. Der gemeinsame Ausgangspunkt würde im Eingang der Atemhöhle zu suchen sein.

ζ) P. Sarasin suchte bei verschiedenen Gattungen und Arten beschalter Stylommatophoren nach einem Osphradium, mit negativem Erfolg (984). Nur bei *Helix* (*Triodopsis*) *personata* fand er an dem rechten Mantelnerven ein Ganglion, das er als Rest des Osphradiums in Anspruch nahm, ähnlich also wie Pelseneer bei *Auricula myosotis* (s. o.). Plate verfolgte den Nerven bei derselben Art weiter, und da er bei den folgenden Gabelungsstellen noch mehr solche Ganglien fand, so glaubte er Sarasins Deutung zurückweisen zu sollen. Dabei stieß er auf einen wunderlichen histologischen Befund; denn solche Ganglien enthielten Zellen, die zwar den Ganglienzellen im allgemeinen glichen, aber keine Kerne enthielten. Haben wir es hier doch mit einer Rückbildung, mit einer regressiven Metamorphose zu tun? Pelseneer nahm die Embryonen von *Helix aspersa* vor und fand hier eine kurze Osphradialleiste im Eingang der Atemhöhle, ganz wie die bei der erwachsenen *Testacella*. Und da der gleiche Nachweis von Henchman für *Limax* vorliegt (1178), so vermutet Pelseneer, daß alle Stylommatophoren das Organ in der ontogenetischen Entwicklung anlegen, nachher aber einbüßen (934). Bei *H. aspersa* bestand sie noch einige Zeit nach dem Ausschlüpfen.

Über die Geruchswahrnehmung der Limnäen s. u.

Die Fußdrüse*) als Geruchsorgan.

Leidy hat wohl zuerst in der Fußdrüse ein Sinneswerkzeug gesucht (867) Ich habe mich auf den entgegengesetzten Standpunkt gestellt und ihn auch festgehalten, nachdem Sochaczewer die alte Auffassung zu stützen sich bemühte (1026). Es liegt kaum die Möglichkeit vor, daß Luft in den Ausführgang eintreten könnte. Kürzlich hat H. Smidt in der Drüse reiche Nervenendigungen nachgewiesen (1142), auf die wir zurück-

*) Hier mag der Nachtrag am Platze sein, daß Pelseneer Querschnitte von verschiedenen Basommatophoren abbildet, welche durch die Fußdrüse fallen, bei *Otina*, *Siphonaria*, *Gadinia* (934). Sie zeigen durchweg, in Bestätigung der obigen Angaben, den Ausführgang als platte Spalte nur dann, wenn sie durch die vorderste Fußregion geführt sind.

kommen; er selbst hält es aber durchaus nicht für ausgeschlossen, daß sie zur Secretion Beziehung haben, wie schon Leidig auf den Zusammenhang zwischen Nervenfasern und Drüsenzellen hinwies (s. o.).

Das ganze Verhalten der Fußdrüse, welche während des Kriechens, also im wachen Zustande, fortwährend Schleim entleert, erschwert wohl die Annahme, daß eine Empfindung, die auf chemischem Gebiete liegt, darin ihren Sitz habe.

Der Geschmack.

Lokalisierte Geschmackswerkzeuge, etwa nach Art eines Subradularorgans, sind nicht bekannt geworden. Im Mundeingange, der eine ziemlich kräftige Cuticula trägt, herrscht großer Reichtum von Nervenendigungen (s. u.); doch kennen die Untersuchungen von H. Smidt kaum für sie eine Grenze, da sie bis in den Anfang des Ösophagus verfolgt werden (1139, 1141). Wichtig bleibt, daß sie sich in den ventralen Teilen der Pharynx- und Mundhöhle nach vorn hin besonders häufen. Es ist wohl anzunehmen daß die Lippenfühler mit ihrer Perception in das Gebiet des Geschmacks hereinreichen, zumal wenn sie, verlängert, bei Raubschnecken wie *Glandina* Verwendung finden beim Aufspüren oder Kosten der Beute. Doch sind auch diese Beziehungen höchst unsicher, und Strebel berichtet, wie das Tier mit diesen langen Fortsätzen, die wellenförmige Bewegungen ausführten, den Boden betastet (1688).

Merkwürdig sind die Angaben, welche neuerdings H. Piéron*) über die Limnäen, *Limnaea stagnalis* und *L. auricularis*, und die Lokalisation ihrer chemischen Empfindungen machte. Die Tiere haben eine aus tierischen und pflanzlichen Stoffen zusammengesetzte Speisekarte. Wenn sie aber gefastet haben und hungrig sind, verschlingen sie alle möglichen zuträglichen, indifferenten und schädlichen Stoffe, Sandkörner, Zucker, Salz u. dergl. Haben sie die letzteren schädlichen Substanzen gefressen, so lassen sie sich alsbald unter Ausstoßen der Luft aus der Lungenhöhle zu Boden sinken, genau so, wie sie es machen, wenn man dieselben Stoffe auf eine beliebige Stelle ihrer Haut wirken läßt. Anders unter normalen Bedingungen. Dann gehen sie solchen Dingen aus dem Wege, indem sie beim Darüberkriechen die Sohle vom Boden lösen, ausweichen usw. Nahrungsmittel dagegen nehmen sie mit dem vordersten Rande des Fußes wahr; sobald sie, an der Oberfläche gleitend, sie mit dieser Stelle, und zwar nur mit ihr, berühren, machen sie Halt und wenden sich ihnen zu. Der vorderste Fußrand also muß wohl als Geschmacksorgan gelten. Anders fällt das Resultat aus, wenn man mit gasförmigen Stoffen die Geruchswahrnehmung untersucht, was beim Aufenthalt in feuchter Luft zu geschehen hat. Besonders empfindlich zeigt sich da natürlich das Osphradium, das bei schädlichen Stoffen, Kampfer u. a., das Atemloch

*) H. Piéron, La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. Compt. r. de l'acad. des sc. Paris CXLVII. 1908. S. 279 und 280.

schließen oder geschlossen halten läßt. Aber auch die gesamte Körperhaut bis nahe zum Hinterende erweist sich als empfänglich für die Geruchswahrnehmung, vom Kopf nach hinten zu abnehmend. Und doch hat man noch keine Differenzen in den Nervenendigungen gefunden (s. u.)

Histologisches von den Gefühls-, Geruchs- und Geschmacksorganen. Nervenendigungen.

An verschiedenen Stellen haben wir bereits gesehn, daß auch bei erwachsenen Schnecken Sinneswerkzeuge vorkommen, die in ihrer Struktur auf embryonaler Stufe stehen geblieben sind, die noch kaum einen durchgreifenden Unterschied zwischen Sinneszellen und Epithelzellen machen oder deren Ganglion noch mit dem Epithel verschmolzen ist; so bei dem Osphradium der *Testacella Gestroi* gegenüber den anderen untersuchten Arten, bei dem Lippenfühler von *Atopos*, bei dem postpallialen Organ von *Arion*.

Man kann diesen Gesichtspunkt weiter ausdehnen und mit Samassa darauf hinweisen, daß das Tentakelganglion im Fühler von *Helix* noch ein Hirnteil sei, ja daß selbst dessen Ausstrahlungen in die Haut noch Punktsubstanz enthalten, also nicht als Nerven, sondern als Ganglionmasse anzusprechen seien. Ebenso liegt das osphradiale Ganglion des Lacazeschen Organs beim Embryo noch dem Schlundringe so nahe, daß von einem verbindenden Nerven nicht gesprochen werden darf, sondern der Pallialnerv erst durch nachträgliche Entfernung des Osphradiums vom Hirn entsteht. Es ist mithin wahrscheinlich, daß auch ein solcher Nerv, wenn er auch keine gröberen Ganglienzellen mehr einschließt, doch nicht nur ein Bündel leitender Nervenfasern darstellt, sondern die centralen Endbäumchen der Sinneszellen und ihre Durchflechtung mit peripherischen Enden central gelegener Zellen einschließt. Kurz, Grenzen zwischen Centralorgan und Sinneswerkzeug lassen sich kaum mit Sicherheit ziehen.

Die Fragen, die man an die Sinne der Pulmonaten gestellt hat, sind zumeist nicht auf diese zugeschnitten, sondern es sind die Fragen nach den sensitiven Nervenendigungen im allgemeinen, speziell bei den Wirbellosen. Die Fühler der Landschnecken haben nur eins der bequemsten Objekte dargeboten. Die Methode ist die Färbung der nervösen Elemente durch Silberchromat nach Golgi, die freilich auch andere Gewebsbestandteile vielfach mit ergreift. Die vitale Färbung mit Methylenblau hat bisher an dem beliebten Objekte zumeist versagt. Die Resultate im ganzen sind natürlich durch Ineinandergreifen der Untersuchungen an den verschiedenen Typen und Klassen, besonders Würmern und Arthropoden, gewonnen worden. Doch lassen unsere einheimischen Lungenschnecken auch für sich ein leidliches Bild zu, dessen Mängel zugleich die Fehler unseres allgemeinen Wissens auf dem Gebiete sein dürften, außer dem Umstand, daß die Erörterung aller Nebenfragen hier nicht am Platze zu sein scheint.

Historisches. Nachdem Flemming die Sinneszellen als Pinselzellen, deren Haare über die Oberfläche des Epithels herausragen, festgelegt hatte, stellten Leidig und ich gleichzeitig Präparate dar, die nach Abheben des an der Cuticula haftenden Epithels die Sinneszellen im Zusammenhange mit ihren centralen Fasern in toto freilegten, Leidig von der Haut einer *Helix*, ich aus dem Mundeingange. Hier kamen ähnliche Bilder heraus wie wir sie etwa von Täuber an der postpallialen Sinnesleiste von *Arion* kennen lernten; sie zeigten eine Anzahl von Formen der peripherischen Forsätze, doch ohne genaueres Détail. Solches haben auch die späteren, ausführlichen Untersuchungen von G. Retzius an *Limax* und *Arion* nicht geliefert, wenigstens nicht in Bezug auf das Neuropil, wohl aber lehrten sie außer der Verbreitung ein gut Teil von dem Verhalten der centralen Fibrillen ihres Verlaufs und ihrer Verbindungen. Samassa behandelt hauptsächlich die Sinneszellen im *Helix*-Fühler und ihre centralen Fortsätze, wobei er zugleich, wie auch Retzius, auf die Verhältnisse zur Muskulatur eingeht. Havet, Paravicini und Veratti*) arbeiten an denselben Objekten, H. Smidt endlich deckt in einer Reihe von Arbeiten die vielseitigsten Beziehungen, Nervenendigungen, Verbindungen, Beziehungen zu Ganglienzellen, zu Drüsen, zur Muskulatur und Gliazellen, vom Standpunkte der allgemeinen Neurologie auf (1139—1142). Ihm haben wir am meisten zu folgen. Bedauerlich bleibt es, daß alle diese Untersuchungen die Tentakel, die Mundhöhle und die seitliche Körperhaut berücksichtigen, andere Teile aber, besonders den Mantelrand, vernachlässigen.

Man wird zu unterscheiden haben zwischen zwei Grundformen von peripheren Endstrukturen, den Sinneszellen und den intraepithelialen freien Nervenendigungen, wobei das Verhalten zu den Drüsenzellen als eine Kategorie hinzukommt, die trotz ihrer abweichenden Stellung als secretorische Elemente doch zu den sensitiven in nächster Beziehung stehen. Auch die centralwärts gerichteten Fortsätze verlangen, wie es scheint, eine Gliederung, je nach ihrer Verbindung mit den Ganglienzellen. Dazu kommt aber noch eine, wenn auch nicht völlig gesicherte Verbindung, welche die Sinneszelle gar nicht mit dem Nervencentrum, sondern ohne dessen Vermittelung mit den Muskelfasern in direkten Zusammenhang bringt. Hier werden wohl gleich die motorischen Nervenenden am bequemsten angeschlossen. Zu den unmittelbaren Verbindungen, die den einfachsten Modus der Reflexe vermitteln, scheint nicht nur die primitivste motorische Verknüpfung zu gehören, sondern auch die erwähnte reflectorische. Damit erhalten wir etwa die folgenden Einzelheiten.

*) Paravicini, Ricerche anatomiche ed istologiche sul Bulbo faringeo dell' *Helix pomatia*. Bollet. Mus. di Zool. ed Anat. comp. Torino XI. — Sulla minuta innervazione del canale digerente dell' *Helix pomatia*. Pavia 1908. Veratti, Ricerche sul sistema nervoso dei *Limax*. Memorie del R. istituto lombardo di science e lettere XVIII. 1900. Havet, Note préliminaire sur le système nerveux des *Limax*. Anatom. Anz. XVI. 1899.

Die Sinneszellen.

Da die Golgische Methode zwar die nervösen Elemente anzeigt, nicht aber die feinste Struktur, so bleibt man für die meisten Objekte in dieser Hinsicht auf Flemmings Befund angewiesen, wonach sich die über die Oberfläche des Epithels hinausragenden Sinnesborsten in feinere Härchen zerfällen lassen. Die Pinselzellen treten klarer hervor bei den Wasserschnecken, aber *Helix*, *Limax* und *Arion* schließen sich unterschiedslos an. Im übrigen lauten die Angaben der Autoren übereinstimmend dahin, daß sich die letzteren Stylommatophoren für die Klarstellung

Fig. 63.

Sinneszellen aus den Ommatophoren von *Helix pomatia*. *aF* aufsteigende Faser. *cF* zentraler Fortsatz der Sinneszelle. *E* äußere Grenze des Epithels. *pF* peripherischer Fortsatz der Sinneszelle. *S* Sinneszelle. Nach Samassa.

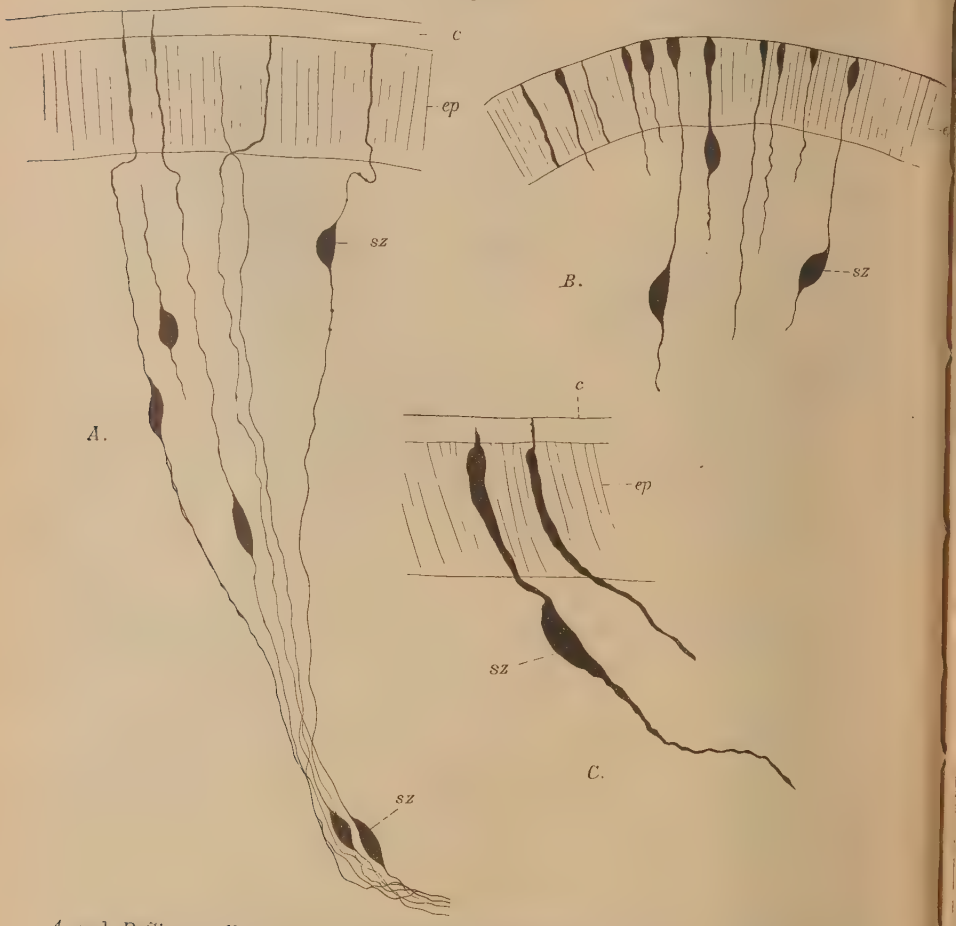
der histologischen Einzelheiten am besten eignen. Darf man daraus auf die höchste Differenzierung der Sinneswahrnehmungen bei ihnen schließen?

Die Sinneszellen als Nervenendzellen liegen entweder im Epithel selbst oder mehr weniger weit darunter, oft in großer Entfernung. Sie sind bipolare Gebilde, deren peripherischer Fortsatz stets dicker ist als der centrale. Der peripherische Fortsatz zieht zwischen den Epithelzellen zur Oberfläche, um entweder die Cuticula zu durchbrechen oder an ihrer Unterseite zu enden. Der Teil, der zwischen den Epithelzellen liegt, ist gewöhnlich dicker als der unter dem Epithel; doch ist die Anschwellung ganz unregelmäßig; bald tritt eine gleichmäßige Verjüngung ein gegen die Cuticula zu, bald liegt, wie es z. B. Retzius aus dem Fühlerknopf oder der Sinneskalotte abbildet, eine knopfförmige Anschwellung unmittelbar an der Cuticula; bald zeigt der ganze Körper im Epithel eine Reihe von Anschwellungen hintereinander. Da das freie Endhaar meist abgebrochen ist, läßt sich nicht entscheiden, ob ein einheitliches Gebilde vorliegt oder

eine Scheide, die erst wieder eine wechselnde Anzahl von Fibrillen einschließt. Letzteres ist das wahrscheinlichere.

H. Smidt bildet nun aus der Mundhöhle und ihrer Umgebung verschiedenartige Sinneszellen ab, die er als Stachel- und Polypenzellen charakterisiert. Die Stachelzelle endet zunächst mit einer becher-

Fig. 64.



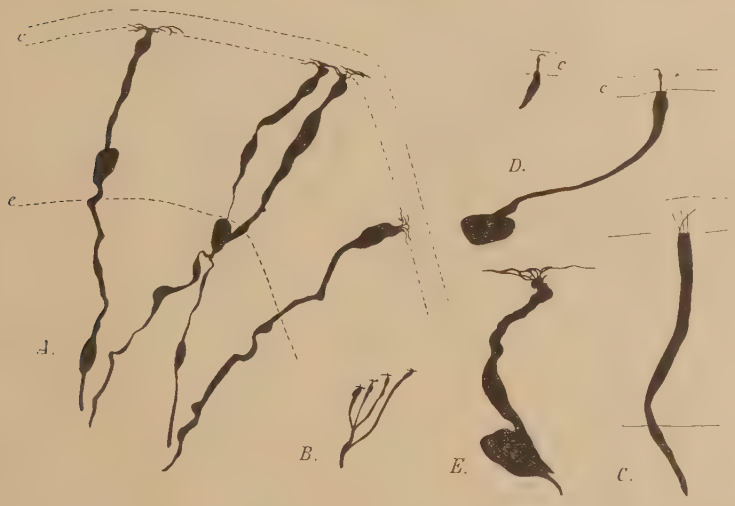
A und *B* Sinneszellen aus der Mundhöhlenwandung von *Limax agrestis*, *C* aus den Ommatophoren desselben. *c* Cuticula. *ep* Epithel. *sz* Sinneszelle. Nach Retzius.

förmigen Anschwellung an der Cuticula und schickt aus dem Becher einen feineren Fortsatz in und durch die Cuticula, der nochmals anschwillt und eine letzte, kurze, oft gebogene Endborste zu deren Oberfläche oder über diese hinaus entsendet.

Die Polypenzelle schwillt ebenfalls unter der Cuticula knopf- oder becherförmig an, aus dem Becher treten aber eine Anzahl Endfasern

heraus, welche indes nicht die Cuticula durchsetzen, sondern sich an ihrer Unterseite strahlig ausbreiten. Es kommen Fälle vor, wo solche Polypenzellen (bei denen an das Bild einer *Hydra* gedacht wird) aus gemeinsamem Stamm entspringen. Andere zeichnen sich dadurch aus, daß die Härchen vorgestreckt sind. Die Cuticula über diesen Ausbreitungen ist stets senkrecht gestreift, woraus H. Smidt schließt, daß sie die Geschmacksstoffe durchläßt und chemische Perception gestattet. Vereinzelt finden sich solche Zellen auch an anderen Stellen, z. B. in den Fühlern, doch mit dem Unterschied, daß die Sinneshaare, wiewohl ebenso regelmäßig auseinandergebogen, doch nicht unter der Cuticula enden, sondern über der

Fig. 65.



A. B. C. Polypenzellen, *D.* Stachelzellen aus der Mundhöhle, *E.* Sinneszelle aus dem Tentakel von *Helix*. *c* Cuticula. *e* untere Epithelgrenze. Nach H. Schmidt.

freien Fläche sich befinden. Da hier bei eingezogenem Tentakelknopf, wo die Flächen der Kalotte und der Seitenwand aufeinander zu liegen kommen, die freien Härchen ebenso strahlig liegen, so vermutet Smidt, daß ihnen aktive Beweglichkeit zukommt, um dem Reiz gegenüber die günstigste Stellung einzunehmen.

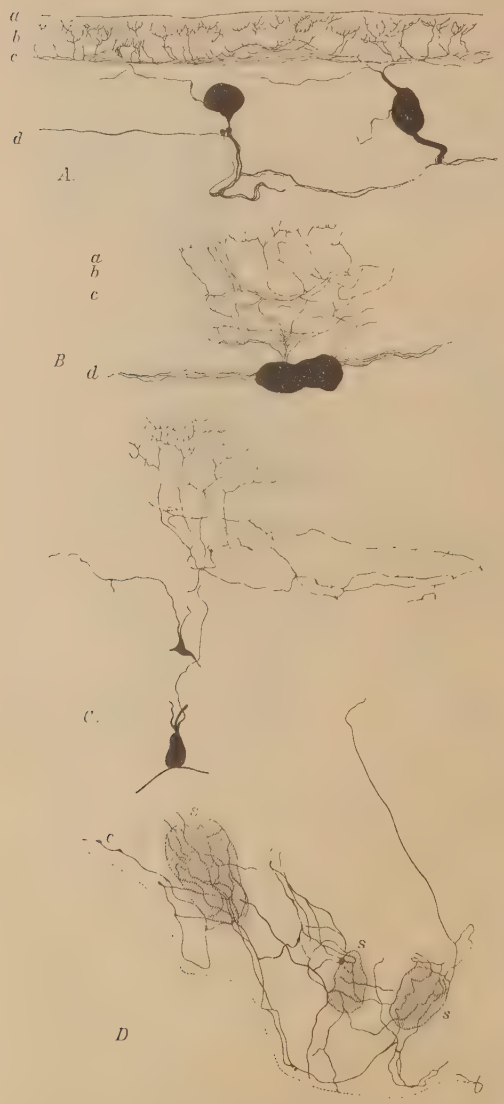
Die Funktion der Sinneszellen sucht Smidt durchweg auf dem Gebiete der chemischen Sinneswahrnehmungen.

Freie Nervenendigungen im Epithel.

Veratti hat bei *Limax*, Smidt bei *Helix* noch intraepitheliale Nervenendbäumchen nachgewiesen, die keinen unmittelbaren Zusammenhang mit Sinneszellen zeigen. Es sind Endbäumchen in der distalen Hälfte mit Stämmchen in der basalen Hälfte des Epithels; sie entspringen einem

dichten Plexus unmittelbar unter dem Epithel, der wieder mit einem etwas tieferen nervösen Geflecht in Verbindung steht. Textfig. 66 *A B* zeigt die Verhältnisse aus dem Eingange der Fußdrüse, die nach Smidt überhaupt keine Sinneszellen enthält, gegen Sochaczewers Angaben. Die Endbäumchen reichen höchstens bis zur Cuticula, die nicht durchbohrt wird; meist liegen sie in etwas tieferem Niveau. Die Form findet sich besonders in der Haut des Kopfes, „in sämtlichen Lippen", in den Tentakeln, in der seitlichen Sohlenfurche (Veratti), in dem Epithel, das der Kiefer trägt, und in der ganzen vorderen Hälfte der Mundhöhle bis zur Radula. Unter dem Kiefer sind die Endbäumchen besonders gut entwickelt (Textfig. 66 *C*), viel weniger in der Mundhöhle, wo manche Stämmchen sich überhaupt nicht verzweigen, sondern einfache Endfibrillen bleiben.

Fig. 66.



A. B. Intraepitheliale freie Nervenendigungen aus dem Vorderende der Fußdrüse. *C.* dieselben aus dem Epithel unter dem Kiefer. *D.* Umspinnung von Sinneszellenhaufen durch den Plexus. *a* obere Epithelgrenze. *b* Endbäumchen. *c* subepithelialer Plexus. *d* tieferer Plexus. *s* Sinneszellenhaufen. Nach H. Schmidt.

Smidt nimmt wohl mit Recht an, daß die freien Endbäumchen Organe sind für das Gefühl, das Getast, den Drucksinn. Die reiche Entwicklung am Oberkiefer spricht allein schon dafür. Freilich wird man auf einen Vergleich mit unseren eigenen Verhältnissen verzichten müssen, denn da würde man die freien Enden im Epithel zumeist wohl dem Temperatursinn zu-

rechnen. Für den ist, trotz seiner guten Entwicklung, kein histologisches Element bei den Schnecken gefunden worden.

Bemerkt mag werden, daß Retzius über gewisse Zellen in der Sohle keine Klarheit erlangen konnte. Es sind gewissermaßen Sinneszellen mit Endbäumchen, nur daß diese, der bedeutenden Epithelhöhe entsprechend, viel weitläufiger verzweigt sind, einzelne wenig, andere stark. Da wenigstens von einzelnen Zellen auch die proximalen Fortsätze gezeichnet werden, liegt es wohl nahe, die Einrichtung hier einzureihen, allerdings mit der Maßgabe, daß hier die Endbäumchen sich nicht mit einem sub-

Fig. 67.

Schnitt durch die Sohle von *Limax agrestis*. *dr* Schleimdrüsen. *fl* Flimmersaum. *m* Verzweigte Muskelfaser. *sz* Sinneszellen. *vz* Wahrscheinlich Sinneszellen mit Endbäumchen. Nach Retzius.

epithelialen Geflecht, sondern unmittelbar mit einzelnen Nerven- oder Sinneszellen verbinden würden, daher man diese Elemente ebensogut zu den Sinneszellen stellen könnte.

Proximale oder centrale Verbindungen.

Die Bipolarität der Sinneszellen kann nach Samassa dadurch verdunkelt werden, daß der untere Fortsatz nicht am proximalen Ende, sondern seitlich entspringt und sich schließlich bis zur Verschmelzung mit dem distalen herumschiebt, wo dann die Zelle unipolar erscheint (Textfig. 63, die dritte Zelle).

Im Tentakel dürften die Sinneszellen sich am sichersten in centraler Richtung verfolgen lassen, denn Samassa findet, daß dieses Ganglion sich

nur dadurch vom Hirn unterscheidet, daß ihm alle motorischen Elemente fehlen (1136). Auf die Innervierung des Retractors kommen wir gleich zurück. Das wesentliche ist nun, daß die proximalen Fortsätze der Sinneszellen, gleichgültig ob sie vorher zu dichteren Zügen zusammentreten oder nicht, sich in ein sensitives Endbäumchen auflösen. Die Teilung kann bereits unmittelbar unter den Sinneszellen beginnen; sie kann erst weiter unten in den Verzweigungen des Ganglions liegen, ja in diesem selbst bis zu seinen unteren Teilen verschoben sein. Die letzten Ästchen der Endbäume sind meist varikös geschwollen. Sie durchflechten sich mit ähnlichen Bäumchen, die von den mannigfachen Fortsätzen der Ganglienzellen im Ganglion ausgehen, oder von Fasern, die aus tieferen Teilen vom Hirn her aufsteigen. Das Hauptgebiet der Durchflechtung, die als Punktsubstanz erscheint, liegt in der oberen Kugelfläche des Ganglions, daher Frontalschnitte durch das Tentakel die besten Bilder liefern.

Zu ähnlichen Ergebnissen kommt Smidt betreffs der verschiedenen Ganglien in den Tentakeln und Lippenfühlern. Nur die Fortsätze der Polypenzellen scheinen sich nicht in peripherischen Ganglien aufzulösen, sondern bis zum Schlundring weiterzuziehen, die der Lippenfühler zu den centralen, die des Pharynx zu den Buccalganglien.

Die Sinneszellen, die weit unter dem Epithel liegen, treten meist zu Kernanhäufungen zusammen; und diese werden nach Smidt von den Fibrillen des tieferen Plexus der freien Nervenendigungen korbartig umsponnen. Ähnliche Umspinnung wurde für Ganglienzellen festgestellt.

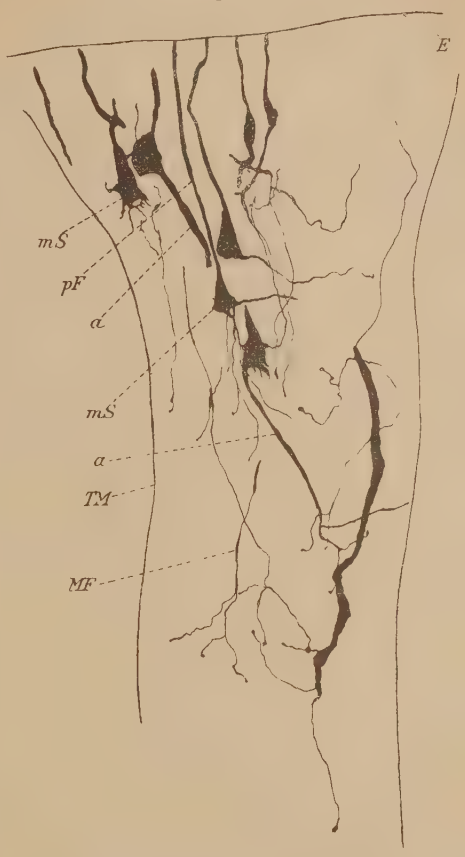
Beziehung der Sinneszellen zu Drüsen.

Smidt sah Fasern, die dem subepithelialen Plexus der freien Nervenendigungen entstammen, sich um die Schleimdrüsenzellen legen, die Hälse aber verschonen; und die centralen Fortsätze, die aus dem Pharynx nach den Buccalganglien ziehen, scheinen beim Durchtritt durch die Speicheldrüsen Verbindungen an diese abzugeben. Besonders wichtig sind wohl diese Beziehungen für das Verständnis der Fußdrüse, bei der er ein ähnliches Verhältnis vermutet. In der Tat scheint dadurch Licht in dieses viel umstrittene Kapitel zu kommen. Die freien Nervenendigungen im Vorderende der Drüse (s. o.) dürften als Tastorgane den Druck der locomotorischen Muskelwellen, die stets am Vorderende einsetzen, aufnehmen und durch ihre secretorischen Verbindungen zu den Drüsenzellen die Schleimabsonderung in Gang setzen, so daß das locomotorische Muskelepithel mit der Schleimabsonderung zusammenfiele, wie wir es zu erwarten haben, da die Locomotion mit der Secretion der Fußdrüse Hand in Hand geht. — Eine derartige Verbindung konstatierte Smidt auch in der Vagina von *Helix*.

Beziehung zwischen Sinneszellen und Muskeln.

Viel prägnanter sind peripherische Verbindungen unter Ausschaltung der centralen Organe, welche Samassa aus der Muskulatur des Tentakels beschreibt (1136). Er weist zunächst auf die Tatsache hin, daß von dessen Retractor keine Innervierung bekannt ist und erhärtet ihre Abwesenheit anatomisch. Der Columellarisnerv tritt nicht in den Fühlermuskel ein. Und der zeigt auch eine funktionelle Selbständigkeit. Denn niemals wird der Kopf bzw. der Mund eines Stylommatophors retrahiert bei ausgestreckten Tentakeln, wohl aber werden bei Berührung die Tentakel sofort eingezogen, ohne daß die übrigen Teile des Spindelmuskels in Tätigkeit treten. Diese Unabhängigkeit soll nun mit folgender Struktur zusammenhängen. Kräftige Sinneszellen des Fühlerknopfes gehen proximal nicht in den üblichen feinen, sondern in einen starken Fortsatz über, der in den Retractor bis zu wechselnder Tiefe eindringt und sich in verschiedene Fasern verzweigt, die zumeist mit knopfartigen Endanschwellungen oder Muskelendplatten endigten, wie sie Retzius aus der Muskulatur von *Arion* beschreibt. Der Unterschied ist nur der, daß die normalen motorischen Äste ihr stärkeres Ende proximal, die des Fühlers aber distal haben, als centralen Fortsatz der Sinneszelle. Die normalen lösen sich nach der Peripherie zu in die Muskelendplatten auf, die von den Sinneszellen ausgehenden nach dem Innern zu. Wenn das richtig, dann haben wir hier gewissermaßen eine motorische Sinneszelle, eine Reflexvorrichtung

Fig. 68.



Motorische Sinneszellen aus dem peripherischen Ende des Ommatophorenretractors von *Helix pomatia*. *a* noch unverzweigter proximaler Fortsatz der motorischen Sinneszellen. *E* äußere Epithelgrenze. *MF* Muskelfortsatz der motorischen Sinneszelle. *mS* motorische Sinneszelle. *pF* deren distaler Fortsatz. *TM* Tentakelmuskel. Nach Samassa.

einfachster Art, die dem Verhalten im Leben durchaus entspricht. Es mag darauf hingewiesen werden, daß N. Wagner eine ganz ähnliche Verbindung bereits früher aus der Flosse eines Pteropoden, der *Clione borealis*, beschrieben hat, so daß es nicht an einer Parallele fehlt.

Von histologischem Interesse ist noch der Hinweis, daß Retzius' Untersuchungen baumförmig verzweigte Muskelfaserenden nachwiesen; die Äste dringen zwischen das Epithel ein.

Übersicht.

Wie mir scheint, gelingt es einigermaßen, so viel auch an der einzelnen Durcharbeitung noch fehlt, von den verschiedenen Qualitäten der Hautsinneswahrnehmungen und ihren histologischen Grundlagen nunmehr eine leidliche Vorstellung zu gewinnen, wenn auch das Bild noch an einigen Stellen lückenhaft und hypothetisch bleibt.

Eine Landlungenschnecke hat eigentlich nur zwei Stellen, welche derbere Berührung mit Fremdkörpern nicht scheuen und daher zur Entwicklung des Drucksinnes prädestiniert erscheinen, die Sohle und das Innere des Mundes; die Sohle drückt sich gegen den Boden, die Mundwände gegen die Nahrung. Alle übrigen Hautstellen meiden intensivere Berührung. Bei den Wasserschnecken wird durch das dichtere Medium jede Berührung abgeschwächt, daher sie das Bestreichen fester Gegenstände mit der Fühlergeißel weit weniger scheuen, während andererseits die Differenzierung weniger scharf ist, biologisch und histologisch; denn alle schärfere histologische Unterscheidung konnte bisher nur bei den Landschnecken gewonnen werden.

So fallen denn alle übrigen Hautstellen in erster Linie in das Gebiet der chemischen Sinne, Geruch und Geschmack, die nirgends ganz zu fehlen scheinen, auch an der Sohle nicht. Bei den Wasserschnecken sind sie abermals weniger geschieden als bei den Landformen, denn die vordere Fußfläche ist noch der Geschmackswahrnehmung fähig. Bei den terrestrischen laufen die Untersuchungen von Nagel, Yung, mir u. a. doch immer schärfer darauf hinaus, daß der Geschmack sich in die nähere Umgebung des Mundes und in diesen selbst zurückzieht, während die übrige Haut durch gasförmige Substanzen beeinflußt wird. Diese Geruchsempfindung steigert sich in den Sinneskalotten der Fühler und in den Osphradien.

Die histologischen Elemente für die verschiedenen Wahrnehmungen dürften sein:

1) die freien baumförmigen Nervenendigungen innerhalb des Epithels für das Getast. Sie scheinen nur in der Sohle noch von subepithelialen Sinneszellen auszugehen, wenn ich Retzius' Befund richtig deute.
2) die Sinneszellen mit freiem Haare über der Oberfläche, Stachelzellen, Pinselzellen u. dergl. dienen dem Geruch,

3) die Polypenzellen, d. h. Sinneszellen, deren Sinneshaare unter einer für Flüssigkeiten durchlässigen Cuticula enden, vermitteln den Geschmack.

Die Ausbildung der centralen Verbindungen läßt noch alle Übergänge verfolgen von der unmittelbaren Verknüpfung mit den peripherischen Organen, Muskel und Drüse, wie sie für die Einzelligen, besonders die Infusorien, sowie für die Cölenteraten charakteristisch ist, bis zu der Komplikation, welche zwischen die verschiedenen Organe und ihre Funktion ein Centralorgan einschaltet.

Die Entwicklungsstufen zeigen sich einmal in dem Zustande der Organdifferenzierung, die in den Lippenfühlern und Osphradien auf embryonaler Bildung beharren kann (s. o.); sie kommen bei differenzierten Organen zum Ausdruck in den wechselnden Verbindungen, welche die centralen Fortsätze der Nervenendigungen eingehen. Hier dürften zu unterscheiden sein:

1. Unmittelbare Beziehung zwischen Geruch und Muskulatur, in den Tentakeln der Stylommatophoren;

2. Unmittelbare Beziehung zwischen Getast oder Drucksinn und Drüsensecretion, in der Fußdrüse und der Vagina, d. h. da, wo schärfere Berührung Schleim erheischt zur Abschwächung der unmittelbaren Berührung und zur Schonung der freien Sinneshaare;

3. Unmittelbare Beziehung zwischen Getast und chemischen Sinneszellen, da, wo das subepitheliale Fasernetz der intraepithelialen Nervenendigungen die Anhäufungen von Sinneszellen korbartig umspinnt. Die Bedeutung dieser Verbindung ist wohl am schwersten verständlich. Sollen etwa die Sinneszellen zum schützenden Zurücklegen der freien Sinneshaare veranlaßt werden?

4. Durchflechtung der proximalen Sinnesfaserverzweigungen mit solchen, die aus tieferen Lagen stammen, in ganz verschiedenem Niveau, wie es sich aus dem Fühlerganglion und seinen Verzweigungen ergibt, bald in der Peripherie dieses Ganglions, bald mit den Endausbreitungen tiefer gelegener Ganglienzellen, bald, wie es scheint, erst im Centralorgan, sei es in den Central-, sei es in den Buccalganglien. Der große Wechsel in allen diesen Beziehungen entspricht wohl dem Zustand der Unsicherheit, in welchem die Physiologie der Hautsinneswerkzeuge der Schnecken sich befindet.

Schließlich wird das einigermaßen deutliche Bild noch wieder getrübt durch das postpalliale Sinnesbläschen von *Gigantomi'ax* und den Janelliden. Denn hier scheinen im abgeschlossenen Organ noch die typischen Sinneszellen zu herrschen, die wir sonst für die chemischen Wahrnehmungen in Anspruch nehmen dürfen. Handelt es sich um ein Organ, das früher dem Geruch diente, und das jetzt noch weitergeführt wird, nachdem wuchernde Haut die Sinnesleiste in ein abgeschlossenes Bläschen verlegt hatte? Das erscheint beinahe undenkbar, da sich keine

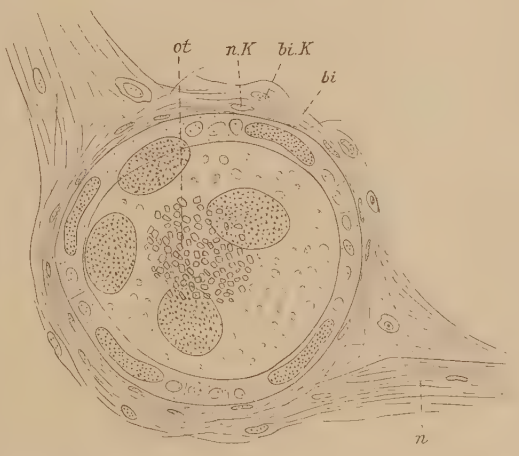
Spuren von Verfall und Rückbildung zeigen. Und die Tatsache führt wohl, sofern nicht genauere Untersuchungen noch Abänderungen in den Nervenenden zeigen sollten, mit Notwendigkeit zu dem Schluß, daß die Verteilung der Sinnesqualitäten auf die dreierlei verschiedenen Endigungen nicht korrekt sein kann, zum mindesten nicht in der Schärfe, welche bei jeder Endigung die anderen Qualitäten völlig ausschließen will. Und so scheint es beinahe, daß zwar die Teilung angebahnt, aber noch nicht durchgeführt ist, daß vielmehr der verschwommene Zustand der Physiologie bis zu gewissem Grade seine Begründung hat in dem Mangel stofflicher Unterschiede der verschiedenen Endigungen, die doch alle mehr oder weniger auf die letzten, durch dieselben Reagentien nachzuweisenden Fibrillen hinauslaufen. Doch da berühren wir wieder ein allgemeines, noch nicht geklärtes Kapitel von den Wirbellosen schlechthin. Wer sich experimentell von der noch unentwirrbaren Feinheit der Reaktionen überzeugen will, der hauche einem der maximalen bunten oberitalienischen *Limax* leicht über den Rücken und bemühe sich, den ganzen Umfang der Wirkungen, die durch die geringe Veränderung in der Zusammensetzung, Feuchtigkeit, Bewegung und Wärme der Luft ausgelöst werden, und die sich in lebhaften Pulsationen der gekielten Runzeln, in deren völliger Abflachung und Farbenveränderung kundgeben, durch den Pinsel festzuhalten, und er wird die Schwierigkeit der Analyse erkennen.

Das Ohr oder die Statocyste (XII, 10).

Bis jetzt fehlen alle physiologisch-biologischen Untersuchungen über die sogen. Ohrblase. Die alte Angabe von Adolf Schmidt, daß ein Kanal bei *Clausilia* noch den Zusammenhang mit der Außenwelt vermittle, hat sich mehr als eine Ahnung erwiesen für den ontogenetischen Hergang beim Gastropod oder für das definitive Verhalten altertümlicher Lamellibranchien, wie *Nucula*. Die Blase ist abgeschlossen und liegt stets an der Vorderfläche der Pedalganglien als der Teil einer Kugel, von welcher oben durch die vorgewölbten Nervenknoten ein entsprechendes Stück herausgeschnitten oder abgeplattet wurde. Nun existieren zwar trotz des selbstverständlichen Satzes, daß die Schnecken stumm seien, allerlei Angaben von Stimmäußerungen, aber sie laufen fast alle auf den beim gewaltsamen Schluß des Pneumostoms durch die ausgepreßte, den Schleim durchsetzende Atemluft zufällig erzeugten Ton hinaus oder auf das beim Vorbeistreichen der Schale an einem harten Gegenstand, etwa einer Baumrinde entstehende Geräusch. Es fehlt noch an jeder Andeutung, daß die Lautäußerung absichtlich hervorgerufen wird, daß sie zur gegenseitigen Verständigung der Tiere dient und daß das „Ohr" für den Schall empfänglich sei. Ebenso fehlt es aber auch auf der anderen Seite an jedem experimentellen Nachweis von Beziehungen zur Gleichgewichtslage und zum Muskeltonus. Der beste Anhalt, den wir für die Beurteilung finden,

liegt wohl in der kürzlich erschienenen Arbeit von Tschachotin über die Statocyste der Heteropoden*). Hier wird nicht nur der Nachweis geführt, daß der Muskeltonus unter ihrer Kontrolle steht, sondern daß von jedem Gleichgewichtsorgan Verbindungen statthaben durch das Cerebralganglion nach dem Fußganglion, und nicht nur nach dem derselben Körperseite, sondern auch dem der anderen Hälfte. Es wird die Abhängigkeit in der Stellung der Statocysten von dem Wimperschlag der Hörborsten und seinen Phasen verfolgt u. dergl. m. Die Paralleluntersuchung für die Pulmonaten steht noch aus und wird sicherlich durch die verschiedensten Momente erschwert, durch die Undurchsichtigkeit der Haut die Kleinheit der Statocyste und die Menge der Hörsteine in erster Linie. So müssen wir uns auf die Andeutungen beschränken und die große Verschiedenheit in der Lebensweise beider Gastropodengruppen im Auge behalten, die zu einem näheren Vergleich zunächst nicht einladen kann.

Fig. 69.



Statocyste von *Janella*. *bi* Bindegewebe. *biK* Bindegewebskern. *n nervus acusticus*. *nK* Kern einer Nervenfaser. *ot* Otoconien. Nach Plate.

Es scheint eine gewisse Abhängigkeit zwischen der Funktion und der absoluten Größe des Organs zu bestehen. Wenigstens betont Leidig, daß bei kleinen Formen die Kapsel relativ viel größer ist als bei großen, bei denen sie umgekehrt sehr klein wird.

In der Auskleidung der Kapsel scheinen mehr Differenzen vorzukommen, als der gleichmäßige Umriß erwarten läßt; doch fehlt es noch sehr an genügender Durcharbeitung. Die übrigen Verhältnisse sind einfach. Der Nerv wurde früher, da leicht Hörsteine in ihn eindringen, für einen hohlen Kanal gehalten. Gröbere Gewebselemente, Pigment- und Schleimzellen, ziehen sich aus der Umgebung des Bläschens zurück, das somit nur von zartem Bindegewebe und wenigen Muskelfasern umschlossen wird. Leidig zeigt, wie sie bei *Helix obvoluta* dicht über die Blase hinwegziehen und sie in gleichmäßiger Spannung erhalten.

Lacaze-Duthiers, der den cerebralen Ursprung des Nerven ent-

*) S. Tschachotin, Die Statocyste der Heteropoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. XC. 1908. 5 T.

deckte, will das Wimperspiel im Innern deutlich verfolgt haben, aber die Bilder des auskleidenden Epithels, wie er sie zeichnet, dürften zu wenig differenziert sein. Nach Leidig trägt die Wand an den verschiedenen Seiten ein ungleiches Epithel; an der Seite, die dem Nerveneintritt gegenüberliegt, erhöht es sich zu einer Macula acustica, wie bei den Heteropoden. So bei verschiedenen *Helix*-Arten. Während man rings kleine Kerne bemerkt, die nach ihrer Entfernung eher einem Plattenepithel entsprechen, hat die erhöhte Stelle nur wenige, sehr große Kerne mit spindelförmigen Kernkörperchen. Bei *Janella* dagegen sah Plate an einem Glycerinpräparat zweierlei Kerne über die Wand des Bläschens gleichmäßig verteilt (Textfig. 69). Die kleinen sind sehr zahlreich, von den anderen, wahrhaften Riesen, kommen etwa ein Dutzend vor. Es ist wahrscheinlich, daß die letzteren die Sinnesborsten tragen, welche wiederum durch ihre Bewegungen die Steinchen erzittern lassen, entsprechend der Auffassung der Sinneszelle als umgewandelte Wimperzelle.

Die Steinchen sind stets in großer Anzahl vorhanden, also kein Statolith, sondern Otoconien, die man wohl Statoconien nennen sollte. Sie zeigen in Größe, Form und Zahl mancherlei, wenn auch unbedeutende Verschiedenheiten. Bei den Heliciden sind sie mehr oval, bei den Basommatophoren mehr zugespitzt. Kleine Arten, wie *Carychium minimum*, haben auch sehr kleine Steinchen, trotz der relativen Größe der Statocyste. Je kleiner, um so zahlreicher sind sie. Bei *Janella* sind sie sehr klein, zahlreich und vielfach eckig. Bei jungen *Helix* sind sie nach Leidig rundlicher als nachher, haben aber einen spindelförmigen Innenraum oder besser Innenkörper. Der Gedanke, daß es sich um eine Zelle als Grundlage handelt, ist nach der Entwicklungsgeschichte zurückzuweisen. Wohl aber liegt in den Steinchen außer dem kohlensauren Kalk eine organische Grundlage. Es bleibt zu untersuchen, ob sie, wie die der Heteropoden, etwa auch Spuren von Phosphor- und Schwefelsäure und neben dem Calcium noch Magnesium enthalten.

Das Auge.

Alle Pulmonaten haben die beiden Kopfaugen, sofern sie nicht in seltenen Ausnahmefällen, wie bei *Acicula*, durch unterirdischen Aufenthalt wieder zum Schwinden gebracht worden sind. Dazu kommen die merkwürdigen Rückenaugen der Oncidien, die Semper entdeckte.

Das Kopfauge (XIII, 2—9. XIV, 1).

A. Schmidts Einteilung in Basommatophoren und Stylommatophoren ist so fest gegründet, daß kaum eine Ausnahme zu melden ist, wo ein Vertreter der ersteren Gruppe das Sehorgan auf einer Fühlererhöhung oder einer der zweiten an der Basis hätte. Nur unter den Basommatophoren hat es *Otina* noch etwas vorgeschoben (Textfig. 1, VI, S. 89), wohl

als eines der Argumente, daß die Basommatophoren von den Landschnecken abstammen. Bei den Soleoliferen ist die Lage des Auges, wie es scheint, nicht so bestimmt auf der äußeren Seite der Sinneskalotte des Ommatophoren fixiert, wie bei den Lissopoden. Bei diesen liegt es allemal lateral da, wo der Retractor anfaßt und bei der Contraction die erste Furche erzeugt, kurz an der geschütztesten Stelle, die im eingestülpten Fühler am tiefsten liegt.

Typisch ist die Gestalt: der Bulbus ist stets geschlossen — ebenso die Innervierung der Augennerven: der Augennerv kommt, soweit genauer verfolgt, getrennt aus dem Cerebralganglion und verschmilzt nicht mit dem Tentakelnerv, den er begleitet.

Im allgemeinen liegt der Augapfel unmittelbar oder doch nur durch eine kaum nennenswerte Bindegewebsschicht getrennt dem Ectoderm an; nur bei manchen Basommatophoren, namentlich den Limnäen rückt er vom Epithel, das sich zu einem rundlichen Hügel über ihm vorwölbt, weg in tiefere Lagen, wobei aber die ganze vor dem Auge gelegene Partie glashell bleibt und das Licht einläßt.

Abnormitäten kommen vor; so sah ich das Organ bei *Planorbis* von der inneren Basis des Tentakels sich nach der Außenseite verschieben und gleichzeitig ganz an die Oberfläche treten, worin man allerdings ebensogut, im Sinne der Sarasinschen Auffassung (s. o.) einen Rückschlag zur ursprünglichen Stellung unmittelbar neben der Sinneskalotte erblicken mag. Wiegmann sah das Auge bei einer *Helix* verdoppelt u. dergl. m.

Historisches. Die Liste der Forscher, die sich mit dem Pulmonatenauge beschäftigt haben, ist lang genug, da sie mit Swammerdam beginnt. Doch leiden die älteren Autoren zu sehr unter der Absicht, die Bestandteile des Wirbeltierauges finden zu wollen. So scheidet noch Keferstein eine innere und eine äußere Retinaschicht (1094), bis dann Leidig den Nachweis führte, daß Retina und Chorioidea in eine Schicht zusammenfallen. Babuchin erkannte — ein wichtiger Fortschritt — den Bau und die Bedeutung der Stäbchen (1073), und Hensen bestätigte diesen Befund. Ich konnte Einzelheiten hinzufügen, wenn auch meine Methoden noch keineswegs zur histologischen Klarstellung führten. Auch Hilger und Carrière begingen noch Fehler in der Deutung der einzelnen Retinaelemente, die dann etwa gleichzeitig von Miß Henchman (1090) und R. Hesse, welcher das Gastropodenauge seinen großzügigen Studien über die Sehorgane in der Tierreihe eingliederte (1091), klar gestellt wurden. Unabhängig voneinander entdeckten beide die Nebenretina von *Limax*. Im allgemeinen war das Verständnis durch Hesses Arbeiten geklärt; feinere Durcharbeitung und Erweiterung brachten noch die Untersuchungen von Bäcker*)

*) R. Bäcker, Zur Kenntnis des Gastropodenauges. Zool. Anz. XXV. 1902 und Arbeiten. Zool. Instit. Wien. XIV.

und Grant Smith, welcher letztere, ohne die Untersuchungen des anderen zu kennen, im allgemeinen zu den gleichen Ergebnissen gelangte*). Er brachte, wie Willem, auch physiologische Resultate. Es versteht sich von selbst, daß die Arbeiten an verwandtem Material, namentlich Prosobranchien, vielfach fördernd eingriffen.

Die genauer geprüften Tiere sind wieder *Helix*, *Limax* und *Arion*, dazu wenigstens *Planorbis*.

Form und allgemeine Zusammensetzung.

Die Gestalt des Bulbus ist im allgemeinen eine Kugel; bei *Planorbis* zieht sie sich nach hinten konisch aus, bei *Limax*, und zwar anscheinend nur bei *L. maximus*, entsteht auf der vorderen ventralen Seite eine Ausbuchtung mit einer akzessorischen oder Nebenretina. Nach Gr. Smith kommen bei derselben Art gelegentlich bruchsackartige Vorwölbungen, doch ohne typischen Bau und Inhalt, an der hinteren Fläche des Augapfels vor.

Der Bulbus ist rings von einer Bindegewebskapsel umschlossen. Man könnte recht wohl, in Anlehnung an die Verhältnisse bei uns, auch das durchsichtige Epithel vor dem Auge, dem es unmittelbar anliegt, mit zum Sehorgan, und zwar zur Cornea, rechnen. Doch geschieht das nirgends und wird auch nicht durch eine bestimmte Grenze gerechtfertigt. Am wenigsten würde eine solche Auffassung dann am Platze sein, wenn sich das Auge, wie bei *Timnaea*, von der Oberfläche zurückzieht und der Raum zwischen dem vorgewölbten Epithel und dem *Bulbus* von durchsichtigem Bindegewebe eingenommen wird.**) Muskeln fehlen vollkommen. Die Bindegewebskapsel wird von einer einzigen Zelllage ausgekleidet, die von vorn nach hinten an Höhe zunimmt. Das vordere Drittel bildet die durchsichtige Cornea, der Rest die pigmentierte Retina, welcher die Stäbchen aufsitzen. Die Nebenretina von *Limax* entbehrt des Pigments. Das Innere des kugeligen Auges wird von der Linse eingenommen. Spärliche Lücken zwischen ihr und den einzelnen Stäbchen werden wohl von einer klaren, bei den histologischen Manipulationen gerinnenden Flüssigkeit ausgefüllt, die man wohl als Glaskörper bezeichnen mag. Er bildet aber keine zusammenhängende, trennende Schicht zwischen Linse und Retina, sowenig als er zwischen Cornea und Linse eindringt. Man kann ihn völlig vernachlässigen. Am Hinterende tritt der Sehnerv ein, ohne Ganglion opticum, das mehrfach fälschlich beschrieben wird.

Wir sehen uns zunächst das Kugelauge an.

*) Grant Smith, The eyes of certain pulmonate Gasteropods; with special reference to the neurofibrillae of *Limax maximus*. Bull. mus. compar. zool. Horvard College XLVIII. 1906.

**) H. Simroth, Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVI. 1876.

Die Cornea.

Ihre Zellen sind, wie die der gesamten Ausfüllung, radiär gestellt mit geringen Abweichungen, am Vorderende am kürzesten; ihre kleinen Kerne liegen basal. Die Zellen sind durchsichtig.

Die Retina.

Der Streit, welche von den beiden Zellsorten der Retina, die pigmentierten oder die ungefärbten, oder ob beide nervöser Natur seien, ist jetzt mit aller Bestimmtheit zugunsten der ungefärbten entschieden, mag auch bei anderen Gastropoden in ihnen Pigment vorkommen; sie allein verbinden sich mit den Opticusfasern. Beide Zellarten erreichen dieselbe Höhe, so daß die Stäbchen über ihre gemeinsame Endfläche sich erheben; beide wurzeln mit ihren aufgefransten Basalenden, den Radiculae, nach Art eines gewöhnlichen Epithels in der Bindegewebskapsel; im übrigen verhalten sie sich sehr verschieden.

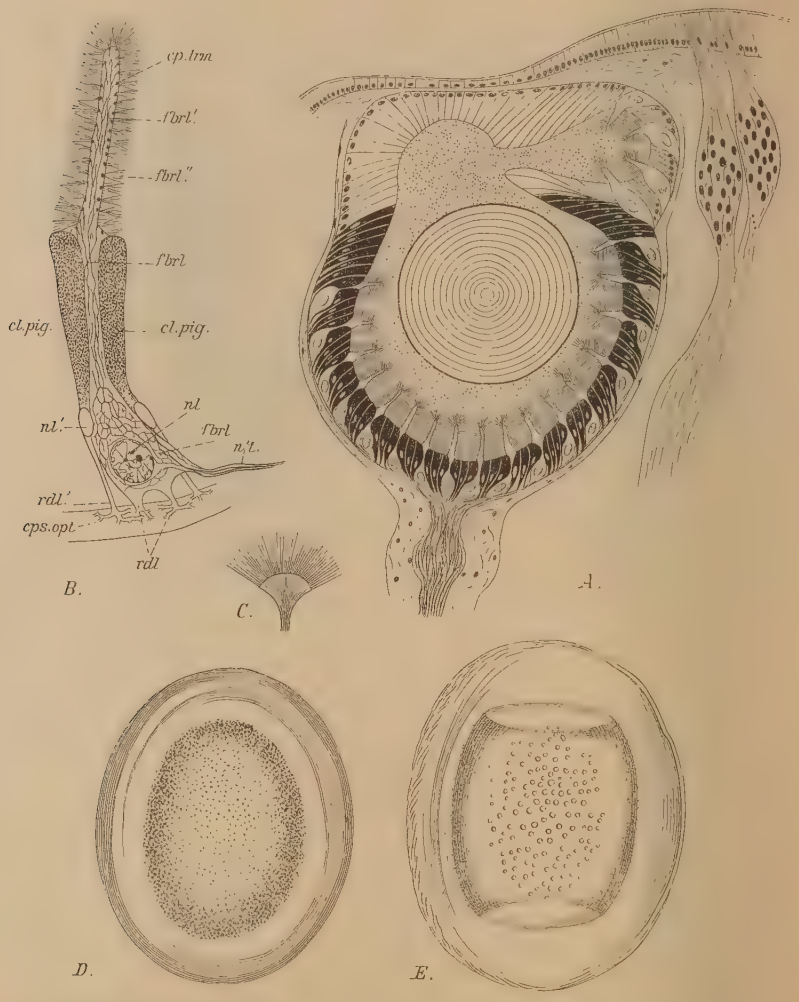
Die Pigmentzellen beginnen basal schlank, so daß der Kern, der eine Strecke über dem unteren Ende gelegen ist, seitlich hervortritt, und zwar bei *Helix* etwas größer, als bei *Limax* (Textfig. 70 *B*). Er zeigt weder Chromatingerüst noch Nucleus. Distal schwillt die Zelle immer stärker an, bis sie sich mit den Nachharn eng zusammenfügt. Der distale Abschnitt enthält das körnige Pigment, daß in seiner Intensität ziemlich wechselt. Die distalen Enden fassen die Sinneszellen zwischen sich, so daß jede der letzteren von etwa 4—7 Pigmentzellen umgeben ist. Doch ist das Verhältnis nicht in dem Sinne entwickelt, daß die Sinneszelle mit einer bestimmten Anzahl von Pigmentzellen eine Gruppe bildet; vielmehr liegt oft zwischen zwei benachbarten Sinneszellen nur je eine Pigmentzelle. Bäcker hat in den Pigmentzellen derbe Fasern gefunden, die, anfangs gerade aufsteigend, sich dann korkzieherartig winden und dann wieder gestreckt nach oben ausklingen. Die Faserung tritt zu den nervösen Elementen in eine ähnliche Beziehung, wie die Glia im Nerven. Die Pigmentzellen sind daher als Stützzellen (Ependym) des Auges aufzufassen.

Bei *Planorbis* sind die schlanken Basalteile der Pigmentzellen viel länger (XIII, 5). Das Pigment reicht in ihnen manchmal weit bis an die Basis herab. Ja es gelang Smith, Pigmentverschiebung in ihnen nachzuweisen. Den spezifischen Reiz, der die Wanderung auslöst, konnte er indes nicht ermitteln, da die Versuche im Sonnenlicht und im Dunkeln keine klare Antwort gaben.

Die Sinneszellen, die mit plumperen Fortsätzen (Radiculae) in den Bindegewebskapseln wurzeln, wurden namentlich von Gr. Smith genau beschrieben, da ihm die Methylenblaufärbung gelang, zwar nicht vital, aber unmittelbar post mortem, am abgeschnittenen Fühler. Die Zellen sind gestreckt flaschenförmig. An dem oberen Ende, d. h. an der distalen Grenze der Pigmentzellen, erweitern sie sich bei *Limax* etwas, um dann,

wieder ein wenig verlängert, in einen Cylinder auszulaufen, der die Achse des Stäbchens bildet. Er ist umgeben von einem Mantel, welcher an der Spitze radiär, an den Seitenflächen fein quergestreift erscheint. Die Streifen sind nichts anders als die Fibrillenenden, die Stiftchensäume nach

Fig. 70.



A. Querschnitt durch das Auge von *Limax maximus* mit der Nebenretina. *B.* Zellengruppe aus der Retina. *C.* Sehzelle mit Stäbchen von *Helix*. *D.* und *E.* zwei verschiedene Linsen von *Helix pomatia*. *cl.* pig. Pigmentzelle. *cps.* opt. Augenkapsel. *fbrl.* Fibrillen der Sehzellen. *fbrl'.* Fibrillen der Stäbchenachse. *fbrl''.* Fibrillen des Stäbchenmantels. *nl* Nucleus der Sinneszelle. *nl'.* Nucleus der Pigmentzelle. *n't* Neurit der Sinneszelle. *rdl.* Radicula der Sinneszelle. *rdl'.* Radicula der Pigmentzelle. *A* und *C* nach Hesse. *B.* nach Smith. *D.* und *E.* nach Simroth.

Hesse. Jeder beginnt mit einem Knöpfchen oder Basalkörperchen. Bei *Helix* fehlt die Verlängerung der Sehzelle; sie schließt vielmehr mit einer gewölbten Endfläche ab, von der die Streifen radiär ausstrahlen. Sie sind nichts anderes als erstarrte Cilien. Die Nervenfaser oder das Neurit tritt, allmählich verdickt, gegen das untere Ende in die Sinneszelle ein und löst sich um den Kern in ein dichtes Fibrillennetz auf, ohne Scheidung in ein centrales und ein peripheres Körbchen. Weiterhin ziehen die Fibrillen parallel und dicht gedrängt zu den Basalkörperchen des Stiftchensaumes. Die Stäbchen von *Planorbis* nehmen an Höhe eine Mittelstellung ein zwischen denen von *Helix* und *Limax*.

Die Nebenretina von *Limax* zeigt kürzere, sonst aber unveränderte Sinneszellen, höchstens 15 in einem Querschnitt. Die Zwischenzellen, pigmentlos, gleichen mehr den Corneazellen; doch ist die ganze Anordnung viel weniger typisch, geradezu unregelmäßig (Textfig. 70 *A*).

Der Sehnerv.

Die Nervenfasern oder, um modern zu reden, die Neurite, treten in der Retina zu Strängen zusammen, und als solche durchbrechen sie die Bindegewebskapel. Auch weiterhin im Nerven bleiben die Bündel vielfach getrennt; in ihnen ordnen sich die Fasern oft so, daß sie einen Hohlcylinder einschließen.

Die Ausstülpungen der Retina, welche Smith gelegentlich in der Nähe des Nerveneintritts fand (s. o.), enthielten nur die basalen Teile der Retina, also besonders die Nervenschicht ohne das Augeninnere weiter zu beeinflussen.

Die Linse.

Die Linse als Abscheidung der Pigmentzellen füllt den ganzen inneren Hohlraum aus. Wenn auch der Schnitt durch das *Helix*-Auge einen ziemlich unregelmäßigen Hohlraum zeigt, so ist doch die herauspräparierte Linse stets regelmäßig kugelig bei *Planorbis*, elliptisch bei *Helix*, so daß die lange Achse mit der Augenachse zusammenfällt. Das gefärbte Organ ist wohl im Schnittpräparaten immer homogen, anders das herausgenommene, das man in toto untersucht. Durch Diffusion der Reagentien hebt sich das Innere bis zu gewisser Schicht trüb ab in konzentrischer Abgrenzung. Die homogene Außenschicht ist stärker lichtbrechend (Textfig. 70 *D*). Bei *Helix* kommen nun Linsen vor, wo die Innenschicht keineswegs eine zur ganzen konzentrische kleinere Ellipse bildet, vielmehr werden an beiden Enden des Innenkörpers Kugelabschnitte ausgespart, welche das Aussehen der Außenschicht behalten und zu ihr gehören (Textfig. 70 *E*). Bei weiterer Einwirkung von ammoniakalischem Carmin beginnt die Linse allmählich sich aufzulösen, und zwar im Äquator. Die lange Achse hat weit mehr Konsistenz und Widerstandskraft. Hilger will die Erscheinungen lediglich dem Reagens zur Last legen. Aber das scheint mir unmöglich, wenn nicht

die ungleiche Einwirkung durch einen in den verschiedenen Richtungen ungleichen Bau bedingt würde. Ich kam daher zu dem Schlusse, daß sich in der langen Achse am Vorder- und Hinterende je eine sekundäre Linse von stärkerer Lichtbrechung auszubilden im Begriff ist. Die vordere könnte wohl, in nuce, einen Apparat darstellen, der in einem gewissen Abstand von der Retina ein Bild der Außenwelt auf ihr zu entwerfen vermöchte. Dann hätten wir die Anfänge zu einer vervollkommneten Gesichtswahrnehmnng. Auf derlei im Fluß befindliche Umwandlungen sind wir ja bei den Sinnen bereits wiederholt gestoßen, und das *Limax*-Auge stellt doch wohl in toto eine solche dar.

Dieses *Limax*-Auge würde nach Hesse neben und vor der kugligen Linse einen Glaskörper, ein Emplem, enthalten, das den vorderen Raum bis in die Ausstülpung der Nebenretina ausfüllt (Textfig. 70 *A*). Smith fand dagegen in ihr ein Stück der Linse (XIV, 1); andererseits sah er in einem Falle die Retina an einer Stelle direkt an die Bindegewebskapsel stoßen.

Funktion.

Alle die oft wiederholten Experimente bis zu denen von Willem haben die außerordentlich geringe Sehkraft der Pulmonaten ergeben. Es scheint, daß sie von einem kleineren Gegenstande, der dem Auge genähert wird, nichts merken, bevor er das Tentakel berührt. Bäcker kommt daher einfach zu dem Schluß, daß wahrscheinlich auch die des lichtbrechenden Apparates nicht entbehrenden Augen nicht mehr leisten als die Unterscheidung von Hell und Dunkel. Freilich ist dann die Erwerbung der Nebenretina von *Limax maximus*, die in jeder Hinsicht eine Steigerung darstellt, vollkommen unverständlich. Liegt sie auf rein mechanischem Gebiet?

Durchaus unklar bleibt auch die Bedeutung des Pigments. Seine Lage außerhalb und hinter den Stäbchen raubt der üblichen Annahme, daß es mit der Abblendung des Lichtes von den percipierenden Organen zu tun habe, jede Stütze.

Blinde Formen.

Am längsten ist aufgefallen, daß bei der kleinen Caecilianella, die meist unterirdisch lebt, die schwarzen Augenpunkte fehlen. Zuletzt hat L. Adams auf die Reduktion hingewiesen. Indessen fehlt eine nähere Kenntnis dessen, was der reduzierte Bulbus für histologische Elemente enthält. Unter den Bosommatophoren gelten die größten, die großen *Auricula*-Arten, für augenlos. Doch steht auch hier eine nähere Untersuchung noch aus. Über die Weichtiere der meist kleinen Höhlenbewohner sind wir meist so gut wie gar nicht unterrichtet.

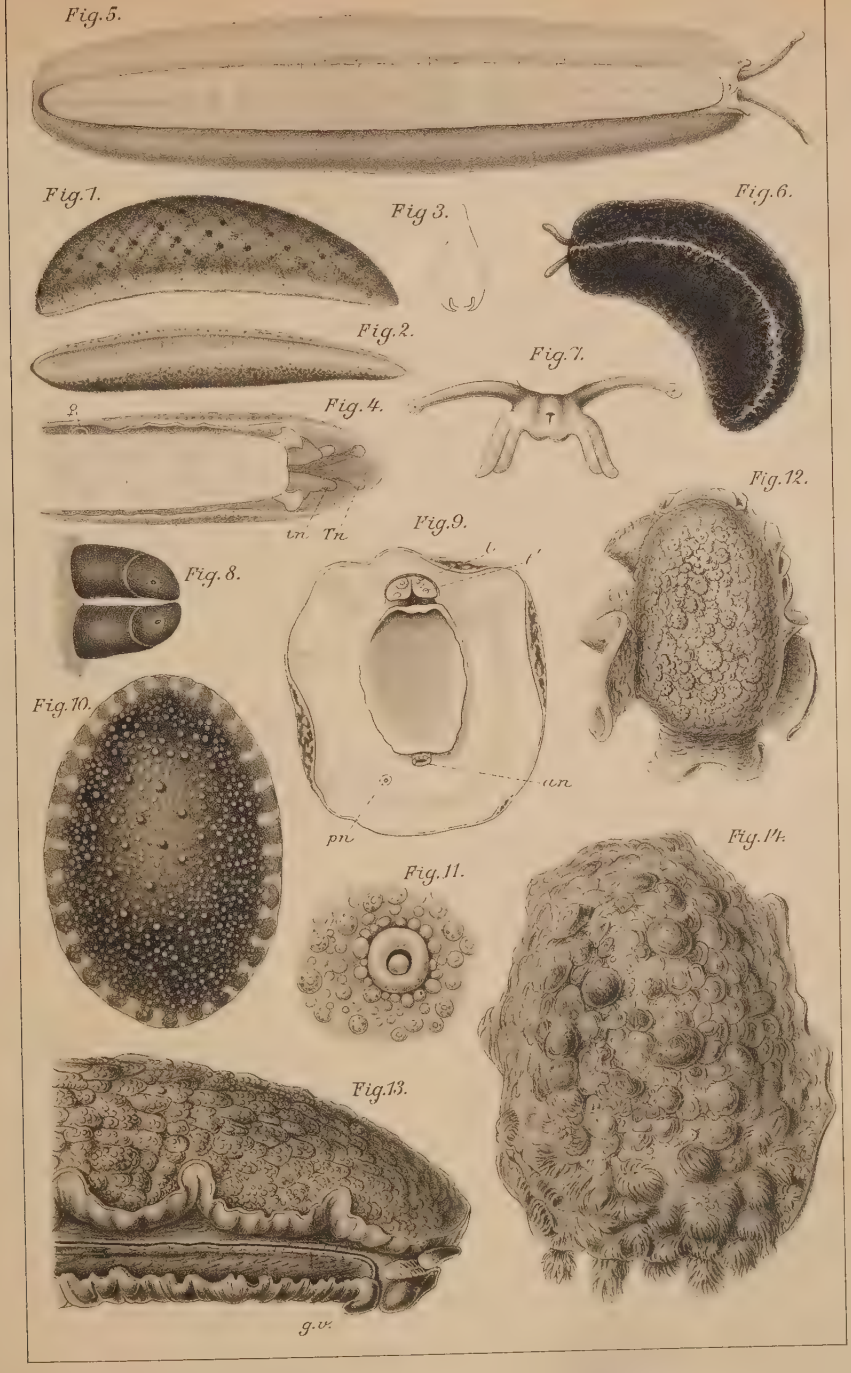
Erklärung von Tafel VII.

Soleolifera: Habitusbilder.

Fig.

1. *Atopos Semperi* Srth., von links.
2. Derselbe, von unten.
3. Querschnittsumriß desselben.
4. *Atopos Sarasini* Coll., von unten. *Tn* obere, *tn* untere Tentakel.
5. *Vaginula*, kriechend, von unten.
6. *Vaginula Leydigi* Srth., von oben. Nach dem Leben.
7. Kopf derselben, von vorn. Nach dem Leben.
8. *Vaginula Hennigi* Srth. Ommatophoren. Nach einem Alkoholexemplar.
9. *Oncis montana* Plate, von unten. *t*, *t'* Tentakel. *an* After. *pn* Lungenöffnung.
10. *Oncidiella marginata* Couthouy, von oben. Vergr. 10 : 1.
11. *Oncidium fungiforme* Stantschinsky. Scheitelpapille und Umgebung, vergr.
12. *Oncidium tonganum* Quoy et Gaim., von oben.
13. Dasselbe. Vorderkörper von rechts. *g. r.* Genitalfurche.
14. *Oncidium Savignyi* Semper, von oben.

Fig. 1—3, 5—8 nach Simroth. 4 nach Collinge. 9 nach Plate. 10 nach von Wissel. 11 nach Stantschinsky. 12—14 nach Semper.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

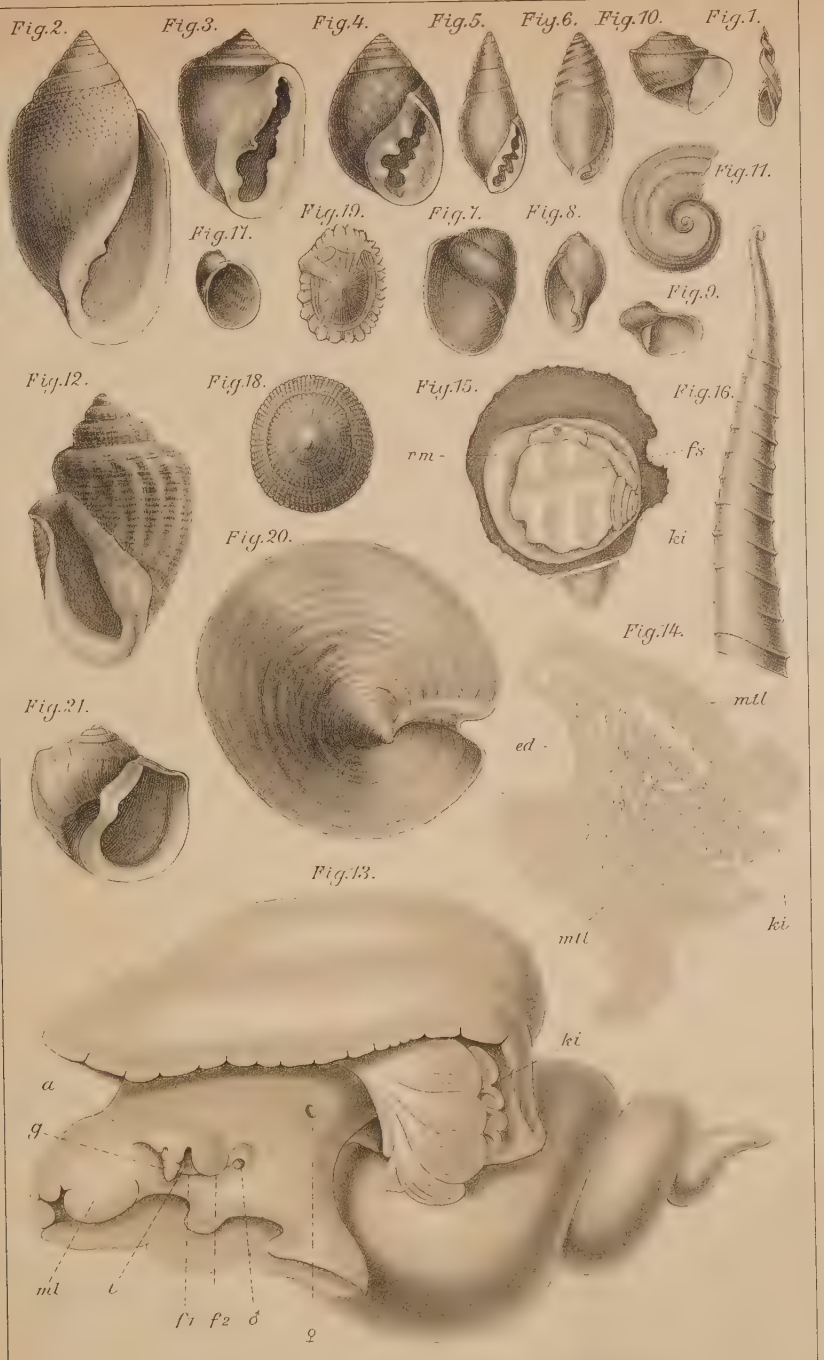
Erklärung von Tafel VIII.

Basommatophora: Schale. Habitusbilder.

Fig.

1. *Camptoceras terebra* Benson.
2. *Auricula midae* Linn.
3. *Cassidula angulifera* Petit.
4. *Scarabus Lessoni* Blainv.
5. *Alexia denticulata* Mont.
6. *Melampus (Tifata) Oliva* Orb.
7. *Physopsis (Ameria) lirata* Tristram.
8. *Physopsis africana* Krauss.
9. *Pompholyx effusa* Lea.
10. *Carinifex Newberryi* Lea.
11. *Carinifex slavonicus* Brus., vergr.
12. *Miratesta celebensis* Sar. Schale.
13. Dieselbe. Der Weichkörper. *ml* Mundlappen. *t* Fühlertasche. f_1 und f_2 die sie bildenden Falten. *g* Fühlergeißel. *a* Auge. *ki* Kieme.
14. Dieselbe. Querschnitt durch die Kieme *ki*. *mt* Mantel. *ed* Enddarm.
15. *Protancylus adhaerens* Sar., von unten, vergr. *fs* Fuß. *ki* Kieme. *rm* rechter Mantelrand.
16. *Orygoceras stenonemus* Brus., vergr.
17. *Otina (Morvillia) zonata* Gould.
18. *Gadinia afra* Gray.
19. *Siphonaria sipho* Sow.
20. *Valenciennesia pelta* Brus. 1/2.
21. *Amphibola nux avellana* Chemn.

Fig. 1—10, 17—19, 21 nach Tryon. 11, 16, 20 nach Brusina. 12—15 nach Sarasin.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

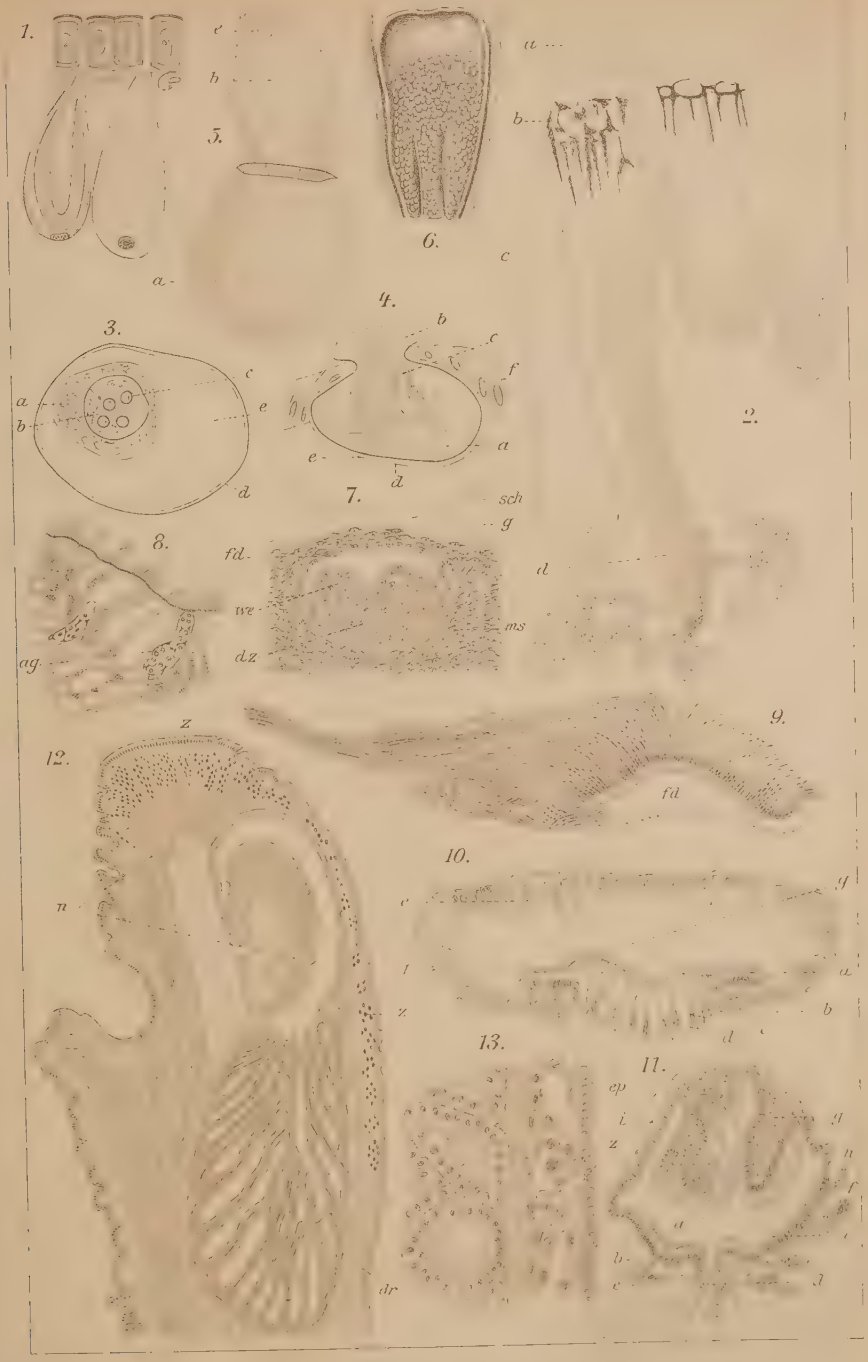
Erklärung von Tafel IX.

Epithel und Drüsen.

Fig.

1. Aus der Haut von *Daudebardia rufa*.
2. Hautschnitt von *Amalia marginata*. *a* Epithel. *b* Chromatophoren. *c* Schleimdrüsen. *d* Kalkdrüsen.
3—5. Phylacite: 3. 4. von *Hyalina cheliella*, 5. von *H. cellaria*.
3. Phylacit, der noch im Phylacoblasten steckt. *a* liefert den Kopf. *b* liefert den Stiel. *c* Birnförmige Blasen, deren Hälse noch nicht gebildet sind. *d* Zellmembran. *e* Vacuole.
4. Phylacit im Augenblick des Ausstoßens. Die Zellwand *e* ist gerissen. *a* Kopf. *b* Stamm. *c* Birnförmige Blase. *d* Vacuole. *f* Hautepithel.
5. Ausgestoßener Phylacit. *a* Kopf. *b* Stiel. *c* Birnförmige Blasen.
6. Schwanzdrüse von *Urocyclus*, längsgeöffnet.
7—11. Fußdrüse.
7. Querschnitt durch die embryonale Fußdrüse von *Agriolimax agrestis*. *fd* Ausführgang. *dz* Drüsenzellen *we* Epithel der Wimperwülste. *ms* Mesoderm.
8. Querschnitt durch einen Wimperwulst der Fußdrüse des erwachsenen *Agriolimax agrestis*. *ag* Drüsenzellen.
9. Die obere Drüsenmasse aus dem Eingang der Fußdrüse von *Atopos*. *fd* Ausführgang.
10. Querschnitt durch den Ausführgang der Fußdrüse von *Vitrina pellucida*. *a* Epithel der Wülste. *b* Runde Zellen, die darunter liegen. *c* Sanduhrförmige Zellen, welche Lücken für die Schleimdrüsenhälse lassen. *d* eine solche Lücke. *e* Epithelzelle mit Vacuolen. *f* Bindegewebslamelle. *g* Lumen des Ausführganges.
11. Querschnitt durch den hinteren Teil der Fußdrüse von *Helix aspersa*. *a* Lumen des Ausführganges. *b* Längsfurche. *c* Längswülste mit Flimmerepithel. *d* Intercellulare Drüsengänge. *e* Drüsenzelle. *f* Epithel der Falten an der Decke, bei dieser Art wimpernd. *g* Runde Zellen, welche die Falten füllen. *h* Seitliches Epithel. *i* Bindegewebsfasern.
12. Längsschnitt durch das untere Tentakel von *Vaginula Hedleyi*. Der Sinneszapfen ist getroffen. *dr* Drüse. *n* Nerv. *z* Große subepitheliale Bindegewebszellen.
13. Querschnitt durch die Drüse von Fig. 12. *dr* Drüse. *ep* Äusseres Epithel. *z* Subepitheliale Bindegewebszellen.

Fig. 1 nach Plate; 2 nach Leydig; 3, 4, 5, 10, 11 nach André; 6, 9, 12, 13 nach Simroth; 7, 8 nach Brock.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

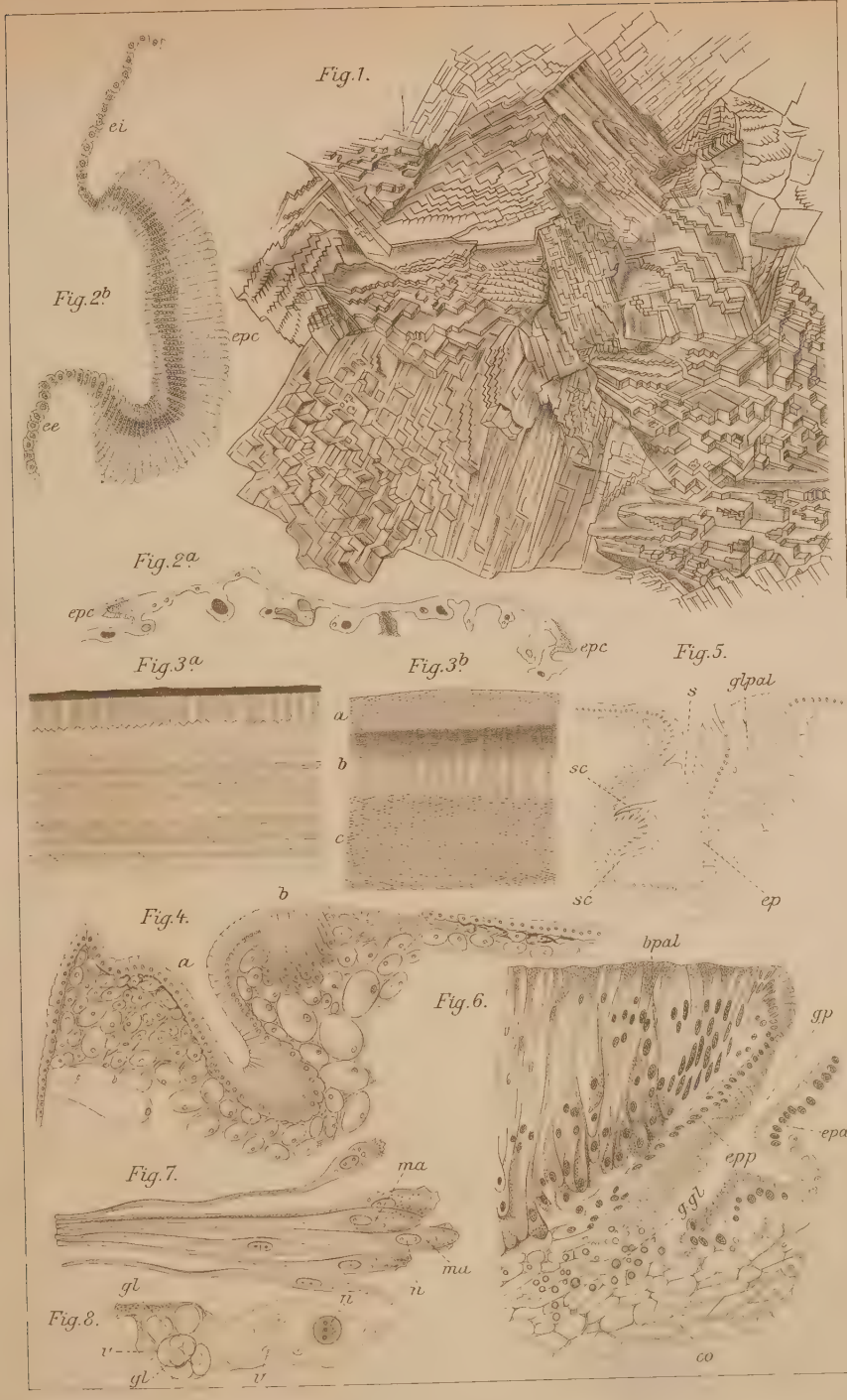
Erklärung von Tafel X.

Stylommatophora: Mantel und Schale.

Fig.

1. Stück der *Limax*-Schale bei starker Vergrößerung.
2. Schalenbildendes Epithel von *Limax*. *a* Querschnitt durch den Boden der Mantelhöhle oder das Dach des Atemraums. *b* Querschnitt durch das Epithel des Falzes, der das Periostracum liefert, stärker vergrößert. *ec* Epithel der Schalentasche außerhalb der Schale. *ei* Mantelepithel innerhalb des Falzes, das den Kalk abscheidet. *epc* Epithel des Falzes.
3. Schalenschliffe, *a* von *Zonites algirus*, *b* von *Amphidromus interruptus*. In der mittleren Schicht von *b* liegt das Pigment.
4. Querschnitt durch den Mantelrand von *Helix (Arionta) arbustorum*. *a* Mantelrinne. *b* Polster, Bandelette palléale.
5. Querschnitt durch den Mantelrand von *Helix (Fruticicola) hispida*. *Ep* Epithel. *gl* pal. Bandelette. *s* Mantelrinne. *sc* Vertiefungen in der vorderen Wand der Mantelrinne, in denen die Haare gebildet werden.
6. Querschnitt durch den Mantelrand von *Helix* (*Pentataenia*) *aspersa*. *b. pal.* Bandelette. *Epa* Epithel der vorderen, *Epp* Epithel der hinteren Wand der Mantelrinne. *ggl* Globuligendrüse.
7. Zellen der Bandelette oder des Polsters von *Helix aspersa*.
8. Zelle aus der Globuligendrüse von *Helix aspersa*. *gl* Secretkugeln. *n* Kern. *v* Vacuolen.

Fig. 1 nach Biedermann. 2 nach Deschamps. 3a, 4 nach Nalepa. 3b nach Jacobi. 5, 6, 7, 8 nach Moynier de Villepoix.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith Anst v E. A Funke, Leipzig.

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band.

Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von

Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

109., 110., 111. u. 112. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1910.

Die Rückenaugen und der Bau des Mantels der Oncidiiden (XIV, 2—12).

Sempers berühmte Entdeckung, daß die Rückenpapillen vieler Oncidiiden Augen tragen von abweichendem Bau, invertiert, d. h. mit den Retinastäbchen nach außen und mit einem daraus folgenden blinden Fleck wie bei den Wirbeltieren (996, 1000), hat nur wenig Nachuntersuchung gefunden, eine kurze vorläufige Mitteilung von v. Lendenfeld (1105) und neuerdings eine ausführliche Bearbeitung von Stantschinsky*). Er hat v. Lendenfelds Bemerkungen, soweit sie ohne Abbildungen ihm verständlich waren, mit berücksichtigt. Ich habe daher seiner Darstellung zu folgen, in der Gruppe aber, welche ihm nicht zur Verfügung stand, auf Sempers Originalarbeit zurückzugreifen. Plate macht nur einige Bemerkungen über die Verteilung der Augen. Stantschinsky geht von einer allgemeinen Beschreibung der Haut aus mit ihren Sinneswerkzeugen schlechthin; dazu hat auch Semper, leider nur andeutungsweise, noch auf verschiedene Anlagen hingewiesen.

Stellung und Verteilung der Augen.

Augen sitzen stets auf Papillen, fehlen daher, wo das Integument fast glatt oder nur wellig ist. Die Papillen, von denen der *Atopsos*-Haut ausgehend, schwanken von einfachen Körnern zu großen und komplizierten Formen, wobei auf der einen Seite die Verzweigung zu sekundären Kiemen, auf der anderen eine centrale Scheitelpapille die höchste Steigerung bedeuten. Und die Scheitelpapille ist es, auf die sich die Augen im Falle der Minimalzahl beschränken. Von hier aus verbreiten sie sich über den ganzen Rücken. Die höchste Zahl, die konstatiert wurde, ist etwa 100. Doch ist der Nachweis im einzelnen schwierig, weil sich die Augen oft weit zurückziehen können in Integumenttaschen. Sie können einzeln oder in Gruppen stehen, immer auf einer Papille.

Von den fünf Gattungen, die Plate aufstellte, entbehren *Oncidina* und *Oncidiella* ihrer vollständig. Von 30 Arten der Gattung *Oncidium* tragen 26 die Augen in Gruppen; bei einer Art stehen sie vereinzelt, bei dreien fehlen sie ganz. Dazu kommen noch drei neue Arten von Stantschinsky, die sich den 26 der ersten Kategorie zugesellen. Von acht *Oncis*-Species sind zwei ohne Augen, die übrigen, unter ihnen die terrestrische *O. montana*, haben zahlreiche, über den ganzen Rücken verteilte Einzelaugen; doch kommen auch zwei Augen auf einer Papille vor. *Peronina alta* endlich hat zwei Augen auf dem Scheitelfeld und außerdem 5 Papillen mit je einem Linsenauge.

Histologie des Mantels.

Stantschinskys Schilderung betrifft alle einzelnen Teile mit Ausnahme der großen zusammengesetzten Drüsen, die oben nach v. Wissel beschrieben wurden (S. 152).

*) W. Stantschinsky, Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XC. 1908. S. 137—178. 3 T.

Das Epithel mit den basalen Kernen ändert seine Höhe mit dem Retractionszustande und dem damit verbundenen Druck; an der ausgestülpten Papille ist es kubisch, an der eingezogenen cylindrisch. An der dünnen Cuticula stoßen die Zellen zusammen; sonst haben sie zwischen sich Räume, in die sich vom Bindegewebe her Kittleisten einschieben*). Die Räume bilden ein zusammenhängendes Kanalsystem, in dessen Wand sich überall Spiralfibrillen nachweisen lassen. Sie geben wohl den Kanälen Halt, da sie bei der Hautatmung wichtig werden und die Richtung des Blutstroms bedingen (s. u.).

Von einzelligen Drüsen fand Stantschinsky drei Formen:

1. Kleine flaschenförmige Drüsen, welche die Epithelzellen um das Doppelte und Dreifache übertreffen, mit wandständigen Plasmaresten und Kernen finden sich überall zerstreut an den Seiten und auf den Gipfeln der Papillen, an letzterer Stelle öfters gehäuft. Sie gehen in die Schleimzellen des Bindegewebes über, sind also gewöhnliche, dem Mesoderm entstammende Schleimdrüsen.

2. Seltner vorkommende kleine Drüsen sind ganz mit Plasma erfüllt; der Kern liegt in der Mitte, die Vacuolen enthalten feine Körnchen und Stäbchen. Sie liegen oft tief und haben dann einen geschlängelten Ausführgang. Derselbe kann auch fehlen, so daß die Drüsenzelle zu einer besonderen Bindegewebszelle herabsinkt.

3. Große Drüsen, die die 50fache Länge der Epithelzellen erreichen können. Einzeln oder in Gruppen vereint, münden sie auf dem Scheitel der Papillen in kleinen spalt- oder Y-förmigen Gruben. Der Kern liegt wandständig am Boden der Phiole, der Inhalt ballt sich meist zu einer Kugel zusammen, welche in einen homogenen unteren und einen faserigen distalen Teil zerfällt. Die Drüse hat eine besondere Bindegewebshülle. Das eigenartigste ist der Sphincter, der den langen Ausführgang am Ende umspinnt. Er wird zusammengesetzt aus merkwürdigen spiralig geordneten Muskelfasern, deren Kern und Sarcoplasma an einem Ende liegt, während die contractile Substanz eine Art langer Geißel bildet, deren Ende sich an der Wand des Drüsenganges ansetzt. Sie wirken offenbar mit großer Präzision.

Klare, gigantische Zellen, die Semper fand, gehören wohl zur dritten Kategorie.

Unter dem Epithel folgt die Bindegewebs- und weiter die Muskelschicht der Cutis, bald ohne deutliche Trennung, bald scharf abgesetzt. Das Bindegewebe setzt sich zusammen aus einem Fasergeflecht, dem

*) In seinem „Lehrbuch der Histologie der Tiere", 1902, gibt Cam. Schneider eine Beschreibung der Haut von *Helix*. Er unterscheidet die Cuticula, „die vom Sarc durch einen schmalen Außensaum getrennt ist. Schlußleisten sind leicht nachweisbar". In den Intercellularräumen des Epithels, in denen sich gelegentlich Lymphkörperchen finden, spannen sich Plasmabrücken herüber.

namentlich dreierlei verschiedene Zellen eingelagert sind, kleine Bindegewebszellen, Schleimzellen und Pigmentzellen, nebst indifferenten protoplasmatischen Zellen, aus denen die übrigen hervorgehen; dazu kommen bei manchen noch in der Umgebung des Auges Haufen von Zellen mit Konkretionen, die vielleicht den von Cuénot als mucoide Körnerzellen bezeichneten Elementen entsprechen.

Wichtige Aufschlüsse gibt Stantschinsky von den

Muskelfasern (XIV, 6, 7, 8).

Wie gewöhnlich, liegt das Sarcoplasma mit dem chromatinarmen Kern in der Achse, darum die contractile Substanz, die in Fibrillen zerfällt, in schwacher Spiralwindung. An der Grenze von Sarcoplasma und contractiler Rinde sind der Zelle 2—10 elastische Fasern eingelagert, welche eine schärfere Spirale beschreiben. Wo die Muskelzelle sich gegen das Epithel teilt, da spalten sich vorher die elastischen Fibrillen. In den Resten verschwindet zunächst das Sarcoplasma, dann die contractile Substanz. Nur die elastischen Fasern ziehen weiter, um sich an den Kittleisten des Epithels anzusetzen. Sie dienen mithin als Sehnen.

Sinneszellen und Sinnesorgane.

Die Pleuralnerven, die in den Mantel eintreten, sind gemischte Nerven, die fortwährend motorische Fasern abgeben. Die Hauptäste bleiben sensitiv; den Verzweigungsstellen lagern sich größere Ganglienzellen ein, nach den sensitiven Flächen zu die kleinen. Die feinen Sinneszellen liegen subepithelial, ihr peripherischer Fortsatz ließ sich bis zur Cuticula verfolgen. v. Lendenfeld fand sie hauptsächlich an den Seiten der Papillen, was Stantschinsky bestätigt. Letzterer traf sie aber außerdem oft gehäuft auf der Spitze der Papillen, um eine Grube, welche mit verlängerten Epithelzellen ausgekleidet war, dazu Nerv und kleine Ganglienzellen. Hier bilden sich also besondere Sinneswerkzeuge aus, deren Bedeutung, ob chemisch oder tactil, unklar ist. Unter der Fläche lagern in der Cutis gigantische Zellen von der Eigenart der dritten Drüsenform (s. o.), doch ohne Ausführgang. Sempers Beschreibung solcher Organe gewinnt noch dadurch an Präzision, daß die Umgrenzung des Feldes mit verlängertem Epithel schärfer umschrieben ist und eine bikonvexe Linsenverdickung trägt. Semper bezeichnet das Organ, vermutlich mit Unrecht, als Tastpapille.

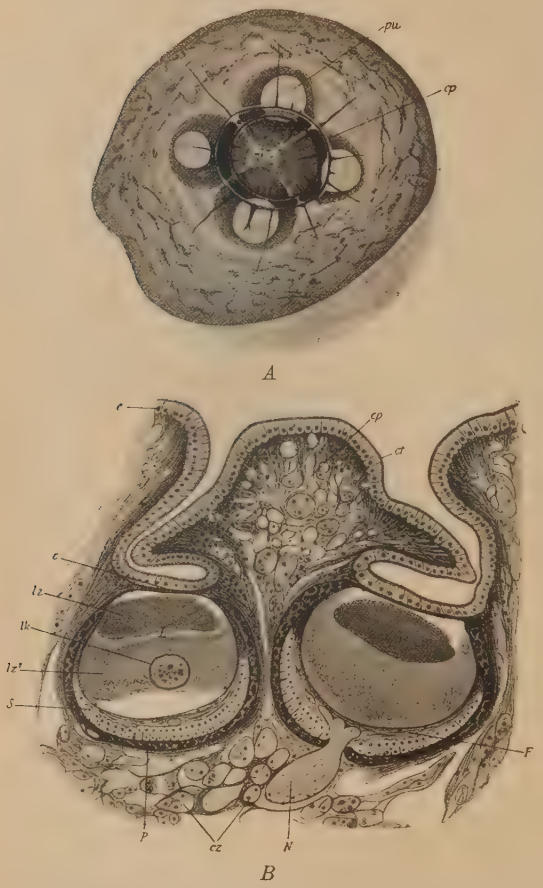
Die Rückenaugen.

Semper unterscheidet Augen mit „epithelartiger“ und solche mit „unregelmäßig geschichteter Retina“. Die ersteren machen den Eindruck eines typisch abgeschlossenen Sehorgans. Sie sind es, die Stantschinsky mit modernen Methoden allein untersuchen konnte. In der Beschreibung der anderen müssen wir uns auf die ältere, ungenügende Darstellung be-

schränken; und die Eigenheiten, die v. Lendenfeld bei *Oncidium daemeni* fand, lassen sich ohne die fehlenden Abbildungen kaum verwerten.

Die Augen, die in ringförmigen Gruppen auf den Papillen stehen, bis zu sechs, haben ihre Achsen nicht parallel, sondern divergierend. Sie können zurückgezogen werden, nirgends jedoch stärker als bei *Oncidium Bütschlii*, wo sie in höchst charakteristischer Weise unter der mit einer großen Drüse der dritten Gruppe ausgestatteten Scheitelpapille verschwinden. Das ausgestülpte Auge mißt etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_3$ mm und ist kugelig, das retrahierte nimmt einen länglichen oder birnförmigen Umriß an. Die Augengruppe wird von einem gemeinsamen Sehnerven, der selbst noch motorische Fasern abgibt und sich erst zum Schluß in die Äste für die einzelnen Augen teilt, versorgt. Die Retraction erfolgt nicht durch einen besonderen Retractor, sondern durch die allgemeine Hautmuskulatur, die rings am Bulbus und an den Seiten der Cornea anfaßt, welche letztere im eingestülpten Zustande von einer Ringfurche abgegrenzt wird. Die Ausstülpung des Auges kommt zustande teils durch den Druck der Ringmuskulatur der Papille, teils durch Muskelfasern, welche von einer Seite der Cornea unter dem Bulbus hinweg- und zur anderen hinüberziehen.

Fig. 71.



A Rückenpapille von *Oncidium Bütschlii* Stantsch. mit 4 retrahierten Augen, in Nelkenöl aufgehellt. *B* Längsschnitt durch eine solche Papille. *c* Cornea. *ep* Scheitelpapille. *et* Cuticula. *cz* Concretionszellen. *F* Nervenfaserschicht der Retina. *lk* Kern einer Linsenzelle. *lz* Linsenzellen. *n* Sehnerv. *P* Pigmentschicht. *pu* blinder Fleck. *S* Schicht der Sehzellen. Nach Stantschinsky.

Die Augen sind zwar durch eine Art bindegewebiger Kapsel von der

umgebenden Cutis einigermaßen abgegrenzt, doch könnte man wohl ebensogut einen geschlossenen Bulbus leugnen, namentlich greifen vorn im Umfange der Cornea die benachbarten Muskel- und Bindegewebselemente frei in den Bulbus über, ebenso treten die Pigmentzellen, welche der Augenkapsel innen anliegen, zum Teil durch diese hindurch, und der lacunäre Blutsinus, der das Auge umspült und seinen hohen funktionellen Wert kennzeichnet, schließt sich ebensowenig scharf der Kapsel an.

Die Teile des Auges sind:

die Cornea,
die Sclera,
die Pigmentschicht,
die Retina, von der vorigen durch eine bindegewebige Basalmembran abgesetzt, und der Sehnerv, die aus zwei Segmenten bestehende Linse, deren hinterer Teil als Glaskörper gelten kann, dazu ein muskulöser Accommodationsapparat.

Die Cornea besteht nicht, wie bei den Kopfaugen, aus zwei Zellschichten, einer äußeren und einer inneren, sondern bloß aus der äußeren und einer Bindegewebslage mit Fasern und Zellen darunter.

Die Sclera wird durch die Bindegewebskapsel repräsentiert, die hinten vom Sehnerv durchbohrt ist. Sie scheint an manchen Stellen durchbrochen und reicht, vorn jedenfalls nicht geschlossen, bis zur Cornea.

Die Pigmentschicht baut sich aus 2 oder 3 Lagen von Farbzellen mit braunen Pigmentkörnchen auf, die keineswegs senkrecht zur Sclera stehen. Sie reicht nicht bis zum äußeren Umfang der Cornea, sondern biegt schon vorher nach innen ab und legt sich der Linse an, von der sie vorn einen runden Fleck freiläßt als Pupille. Nach innen ist die Pigmentschicht bei den Augen mit typischer Retina durch die Kugelfläche der Basalmembran abgegrenzt, nicht aber bei denen mit unregelmäßiger Retina. Vielmehr dringt nach Sempers Zeichnungen die viel dickere Pigmentschicht mit allerlei radiären Fortsätzen in die Netzhaut ein.

Die Retina besteht aus den Sehzellen, die sich an die Basalmembran ansetzen. Sie fehlen da, wo der Sehnerv eintritt, am blinden Fleck also. Sie stehen nur im Hintergrunde des Auges radiär, nach vorn zu richten sie sich immer flacher aus. Die Basalmembran, durch Kerne als Bindegewebsmembram gekennzeichnet, sendet vereinzelt Stützfasern zwischen die Sehzellen herein, die aber Kerne enthalten und damit zu bindegewebigen Stützzellen werden können. Die Anzahl der Sehzellen wechselt; das Minimum betrug in einem größten durch den Sehnerven geführten Schnitte 16. Der Sehnerv tritt bald am hintern Augenpol ein, bald seitlich davon. Vor dem Eintritt verliert er alle Ganglienzellen. Beim Durchtritt durch die Netzhaut verschmälert er sich. Er besteht aus Bindegewebe und Nervenfasern, in denen man oft wieder mehrere Neurofibrillen

erkennt. Die Ausbreitung erfolgt so, daß sich die Fasern zunächst in 4 Äste zerlegen, die auseinanderweichen; jeder von ihnen spaltet sich wieder in 2, diese schließlich in immer feinere, bis die Fibrillen die Sehzellen erreichen. Jede Sehzelle besteht aus zwei annähernd gleichgroßen, scharf voneinander abgesetzten Teilen. Der distale Teil enthält wabiges Protoplasma und den großen, runden Kern. Der proximale Teil, der sich gegen den distalen mit konkaver Fläche absetzt, hat in der Mitte ein wabiges Plasmaklümpchen, rings ist er durchsichtig; er stellt das Stäbchen dar. An der Grenze beider Teile liegt ein feiner Knopf, der zur Nervensubstanz gehört. Die Nervenfibrille tritt am distalen Ende ein und zieht gegen den Kern der Sehzelle, den sie, geteilt, umspinnt. Die Fibrillen sammeln sich wieder in dem Knopf, und von diesem gehen weiter parallele Fibrillen in das Protoplasma des proximalen Teiles oder des Stäbchens. Weiter ließen sich die Strukturen bisher nicht verfolgen. Ein letzter Stiftchensaum wurde also nicht festgestellt. Noch mag bemerkt werden, daß die Retina über dem blinden Fleck, also über dem Eintritt des Sehnerven, an der Peripherie der Linsenkapsel aus Bindegewebe aufgebaut wird.

Die Linse wird von einer derben, faserigen Bindegewebskapsel umschlossen, deren Charakter durch eingelagerte Kerne bezeugt wird. Semper hielt sie für die verdickte Zellwand. Der Aufbau ist nun äußerst merkwürdig dadurch, daß das ganze Organ aus einer einzigen großen Zelle oder aus einer größeren Anzahl, bis 20, hergestellt wird. Die Verhältnisse wechseln selbst individuell so stark, daß nicht einmal die Beschränkung auf eine Zelle für die Art Konstanz hat. Auf dieser verschiedenen Grundlage wird aber stets derselbe physikalische Apparat erreicht; der vordere Teil ist scharf gegen den hinteren abgesetzt, jener ist bikonvex, also eine eigentliche Linse, dieser ist konkav-konvex, also ein Glaskörper, ein Ausdruck, der von den Autoren auffälligerweise nicht angewandt wird. Die Zahl der Zellen im Glaskörper ist meist größer als die in der eigentlichen Linse. Sobald zwei oder mehr Zellen, im ganzen gerechnet, vorhanden sind, hat die eigentliche Linse auch hinten, gegen den Glaskörper, eine Bindegewebskapsel. Die Glaskörperzellen haben außen ein gröberes, innen ein feineres Plasma, darin den Kern mit Nucleolus und gutem Chromatingerüst; sie bezeugen ihre enge Zusammengehörigkeit noch durch Plasmabrücken, die sich von der einen zur andern hinüberspannen.

Der Accommodationsapparat wird gebildet durch ringförmige Muskelfasern, die sich um die Pupille legen. Semper sprach von einem Ciliarring und dachte an die Verdickung der Linsenkapsel an derselben Stelle. Stantschinsky klärt den Irrtum auf und zeigt, daß ein Kranz ebensolcher Muskelfasern, konzentrisch zum ersten, außerhalb des Vorderendes der Pigmentschicht liegt, also unter den Seitenteilen der Cornea. Im Grunde gehören wohl beide Sphincteren auch rein morphologisch zusam-

men, denn die einzelnen Muskelfasern legen sich nicht zu einem kompakten Muskel zusammen, sondern bleiben immer durch Bindegewebe getrennt. Stantschinsky erblickt die Wirkung der Ringfasern darin, daß sie die Vorderwand der Linse konvexer machen. Gleichzeitig regulieren sie die Menge des einfallenden Lichtes durch Verengerung der Pupille.

Funktionelle und morphologische Deutung.

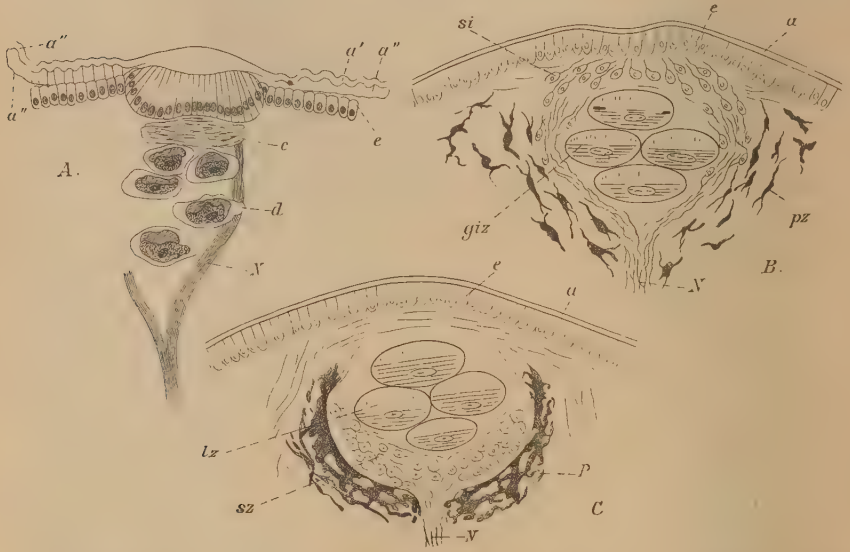
Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß solche Rückenaugen in ihrer besten Ausbildung den Kopfaugen überlegen und nicht nur zur Unterscheidung von Hell und Dunkel, sondern zur Wahrnehmung wirklicher Bilder befähigt sind. Die Differenzierung von Linse und Glaskörper, die vordere Lage der ersteren, die Accommodationsvorrichtung beweisen es. Wie weit die Leistung reicht, bleibt allerdings der experimentellen Untersuchung überlassen. Sempers Idee, die Augen seien eine spezielle Anpassung zum Erkennen der in der gleichen Strandregion lebenden Feinde *Periophthalmus* und *Boleophthalmus*, hat Plate bereits zurückgewiesen (955). Weder die geographischen Grenzen der Strandfische und der Schnecken fallen zusammen, noch beschränkt sich das Vorkommen der Rückenaugen auf das Litorale, denn die augentragende *Oncis montana* lebt hoch über der Flutlinie.

Die biologische Herleitung muß daher wohl eine andere sein als wie sie Semper wollte, auch in der morphologischen scheint er sich getäuscht zu haben. Zunächst glaubt er feststellen zu können, daß die Zahl der Augen, mindestens bei *Oncidium verruculatum*, mit zunehmendem Alter sich verringert, daß also einzelne dieser Sehorgane während des individuellen Lebens rückgebildet werden, ein Beweis für Plastik und Umbildungsfähigkeit. Und da kommen denn allerlei Formen dazu, die sich als funktionell unbrauchbar herausstellen. Abgesehen von den Gebilden mit der mehrfachen Schicht unregelmäßig geformter, noch unverständlicher Retinazellen mit vordringendem Pigment, fanden sich kleine Augen ohne Linse oder ohne Nerv oder mit einem Haufen ungeordneter polygonaler Zellen im Innern. Semper vermutet, daß wir es darin mit Formen zu tun haben, die entweder auf dem Wege sind zur Vervollkommnung, oder die auf unvollkommener Stufe stehen geblieben sind, was beides so ziemlich auf dasselbe hinauskomme. In der Tat haben wir ja Beispiele solcher auf embryonaler Stufe verharrenden Sinnesepithelien kennen gelernt (s. o.), die allerdings vor den unvollkommenen Augen, namentlich wenn sie des Nerven entbehren, den Vorzug der Funktionsfähigkeit haben. Semper suchte nun nach weiteren Umbildungsstufen im einzelnen und glaubte solche an augenlosen Papillen zu finden; es sollten Zellen vom Epithel in das Bindegewebe einwandern und die Elemente des Auges liefern. Eine Zelle indessen mit konzentrischer Konkretion weist v. Lendenfeld in dieser Entwicklungsreihe zurück, denn die Konkretion soll aus Kalk bestehen; was Semper sonst angibt, läßt sich wohl auf die kleinen und

großen Drüsenzellen beziehen, kurz mit seinen unvollkommenen Mitteln kam er wohl nicht auf eine allgemeine Umdeutung der papillären Sinneswerkzeuge hinaus; blieben ihm doch die Sinneszellen ganz unbekannt.

Bedenkt man den geringen Abschluß des Auges und seiner einzelnen, durch Bindegewebsschichten getrennten Teile voneinander, so wird es unwahrscheinlich, daß das Auge durch Einstülpung entstand wie das Kopfauge. Semper behält mit der Annahme, daß es sich nur um die Einwanderung ectodermaler Elemente handle, recht, und man wird Stantschinsky darin folgen können, wenn er meint, daß alle histologischen Elemente in der Haut bereits vorliegen, Nerv, Bindegewebe, Pigment, Muskeln und vor allem die gigantischen Zellen mit der Schichtung ihres Excretes, daß sich in eine distale und proximale Hälfte gliedert, nach Art einer Linsenzelle. Man hätte also nur noch nötig, die Sinneszellen, die an und für sich schon unter das Epithel gerückt sind, sich umgruppieren zu lassen zur Retina, nach Art von Textfig. 72, *B* und *C*.

Fig. 72.



A. Schematischer Schnitt durch ein Rückensinneswerkzeug von *Oncidium Steindachneri*. *B*. und *C*. hypothetische Übergangsstufen zwischen *A*. und den Rückenaugen. *a* Cuticula. *c* wahrscheinlich Cutis mit Sinneszellen. *e* Epithel. *d* und *giz* Riesenzellen, die zu Linsenzellen *lz* werden. *n* Nerv. *p* Pigmentschicht. *pz* Pigmentzellen. *si* Sinneszellen. *sz* Sehzellen.
A. nach Semper. *B*. und *C*. nach Stantschinsky.

Nachträge.

Berichtigung.

Durch mündliche Mitteilung erfahre ich, daß Nalepas Bearbeitung (912) sich nicht, wie er annimmt, auf *Zonites algirus* bezieht, sondern

auf *Zonites verticillus*. Von diesem habe ich den Drüsensack am Mantelrande früher beschrieben. Es ergeben sich keine Differenzen.

Retraktoren.

Über das Retraktorensystem dieser Schnecke folgen Bemerkungen beim Nervensystem, das auch von manchen Heliciden erst die genauere Deutung des Columellaris nach Ausbildung und Umfang gestattet (s. u.).

Für die Herkunft der mannigfachen Fühlermuskeln bei den Janelliden verdient eine Angabe von Plate (s. u. Textfig. 79) Beachtung. Hier leiten die inneren, medialen Retraktoren ihre Wurzeln weit von der anderen Körperhälfte her, der des rechten Tentakels von der linken und umgekehrt, so daß sie sich kreuzen. Sie entstammen offenbar den dorsoventralen Muskelbündeln der Körperseiten, deren mediale Abschnitte im Fuß nach der anderen Körperhälfte hinüberstrahlen (vgl. o. S. 164, u. Textfig. 79).

Statocyste.

Wiegmann bildet ein Otoconium oder Statoconium von *Achatina panthera* ab (1539) in starker Vergrößerung. Es ist elliptisch und konzentrisch geschichtet. Von besonderem Interesse ist seine Angabe, daß bei *Streptaxis* (*Eustreptaxis*) *souleyetianus* die Otoconien durch amorphe Kalkkrümel ersetzt sind.

Auf die Innervierung und die Nervenendigungen kommen wir beim Nervensystem zurück (s. u.).

Auge.

Erwähnung verdient die Tatsache, daß nach André und Pelseneer bei *Ancylus* und anderen Basommatophoren vor dem Auge sich ein Blutsinus befindet.

Das Auge von *Vaginula* ist nach Sarasins Abbildung dadurch ausgezeichnet, daß sich die Cornea weiter um den vorderen Umfang der Linse herumlegt, daher die Retina sich auf deren hinteren Umfang beschränkt; das Pigment allerdings geht weiter nach vorn in die hinteren Corneazellen über, wodurch eine scharfe Genze verwischt wird.

Kellers Angabe, daß bei *Vaginula Gayi* ein großes, napfförmiges Ganglion für das Auge vorhanden sei, beruht wohl auf Irrtum, zum mindesten verlangt sie Nachprüfung, da sie mit den Beschreibungen der anderen Autoren, die das Organ behandelt haben, ebenso im Widerspruch steht, wie mit der Innervierung des Pulmonatenauges schlechthin.

Tentakel.

Bei *Testacella* erscheint der Lippenfühler oder Mundlappen als ein ächter Fühler von Tentakelform, der an der Basis des kleinen Fühlers senkrecht nach unten vorgestreckt werden kann.*)

*) Simroth, Nacktschneckenstudien in den Südalpen. Abhandl. der Senckenb. naturf. Ges. XXXII. 1910. Taf. 24. Fig. 38.

IV. Das Nervensystem.

Das euthyneure Nervensystem der Pulmonaten zeichnet sich durch den enggeschlossenen Schlundring aus. Er besteht aus lauter abgerundeten Ganglien, Markstämme fehlen. Chiastoneurie scheint nur in einem einzigen Falle noch an der Visceralcommissur angedeutet. Die Differenzen bewegen sich fast nur in der Länge der Commissuren und Connective und in der Abgliederung oder Verschmelzung der einzelnen Ganglien, wobei man eine scheinbare innere Verschmelzung, die von der Bindegewebshülle vorgetäuscht wird, von der wirklichen, welche sich auf die Nervenknoten selbst bezieht, zu unterscheiden hat.

Die meisten Verschiedenheiten betreffen das viscerale System, das zwar aus Pleural- und Visceralganglien sich zusammensetzt, die letzteren aber in der Regel in drei gliedert, deren Deutung nicht immer sicher ist. Wir haben also zu unterscheiden:

2 Cerebralganglien,
2 Pedalganglien,
2 Pleural- oder Commissuralganglien,
3 Visceralganglien (Parietal- und Abdominalganglien),
2 Buccalganglien.

Dazu als Verbindungen

die Cerebropedal-, die Cerebropleural-, die Pleurovisceral- und die Cerebrobuccal- oder kurz Buccalconnective,

die Cerebral-, die ein- oder mehrfache Pedal-, die Visceral- und die Buccalcommissur, letztere zwischen den Buccalganglien. Vielfach wird der letztgenante Ausdruck auch schlechthin für die Cerebrobuccalconnective gebraucht.

Altertümlicheren Formen kommen noch besondere Commissuren zu, die den höheren fehlen, zwischen den Cerebralganglien die subcerebrale, zwischen den Pedalganglien die parapedale, Verbindungen, die durch Nervenabgabe ausgezeichnet sind, gegenüber allen typischen Commissuren.

Auch die Unterschiede im peripherischen Nervensystem erreichen keinen besonderen Umfang. Es werden allerdings in dem Gebiete eines und desselben Ganglions oft weit voneinander abweichende Beschreibungen der austretenden Nerven gegeben. Hier wird erst das Studium der histologischen Struktur zu entscheiden haben, wie weit sichs um Vereinigungen mehrerer Faserzüge in derselben Neurilemscheide, und wie weit sichs um besondere Kerne im Zentrum handelt. Das Studium der letzteren läßt, wie fast überall, noch zu wünschen übrig, wiewohl es an tüchtigen Arbeiten nicht fehlt. Eine wesentliche Steigerung findet sich in den peripherischen Verbindungen, Netzen, welchen oft sekundär Nervenzellen und Nervenzellanhäufungen an- und eingelagert sind, in regelmäßigster Ausbildung in der Sohle der Aulacopoden. Dazu kommen Ganglien für die Geschlechts-, besonders die Begattungswerkzeuge und den Vorderdarm bis zur Leber.

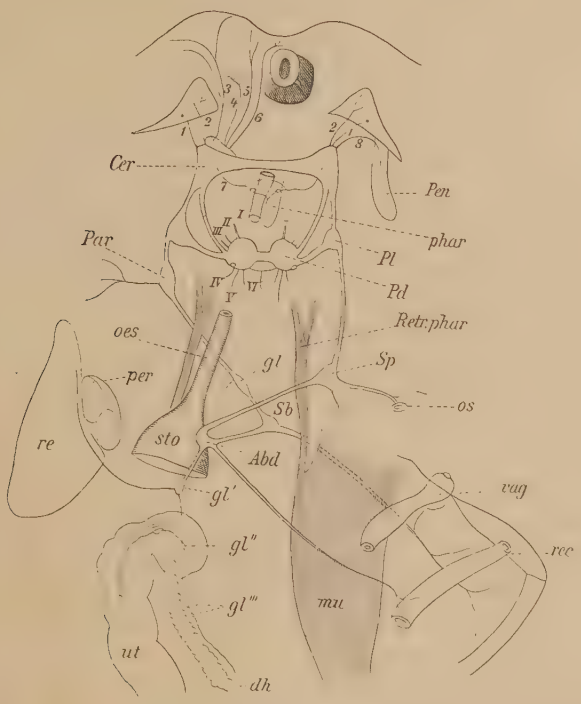
a. Die Ganglien des Schlundrings.

Beginnen wir mit dem Komplex, der noch die meisten Unklarheiten aufweist!

1. Die Visceralkette.

Das Verständnis kommt wohl am besten von der Form, die noch die Chiastoneurie in der Visceralcommissur bewahrt hat, d. h. von der *Chilina dombeiana*, nach Plate*), während sie bei *Ch. Mülleri*, welche Pelseneer untersuchte, nicht auffiel. (Es bleibt somit fraglich, ob sich der wichtige

Fig. 73.



Nervensystem von *Chilina dombeiana*. *Abd* Abdominalganglion. *Cer* Cerebralganglion. *dh* Zwittergang. *gl* Accessorisches Ganglion in der Visceralcommissur. *gl'*, *gl''*, *gl'''* Ganglien im Gebiete der Abdominalnerven. *Oes* Oesophagus. *Os* Osphradium. *Par* Parietalganglion. *Pd* Pedalganglion. *Pen* Penis. *per* Pericard. *phar* Pharynx, daran die Buccalganglien. *Pl* Pleuralganglion. *re* Niere. *rec* Enddarm. *Retr. phar* Pharynxretraktor. *Sb* Subintestinalganglion. *Sp* Supraintestinalganglion. *sto* Magen. *ut* Uterus. *vag* Vagina. *1—8* Cerebralnerven. *I—VI* Pedalnerven, *VI* aus der Parapedalcommissur. Nach Plate.

Übergang noch jetzt innerhalb der Gattung vollzieht. Textfigur 73 zeigt zwei Cerebralganglien, durch eine ziemlich lange Quercommissur ver-

*) Plate, Bemerkungen über die Phylogonie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Anat. IX. 1895.

bunden, das linke gibt sieben Kopfnerven ab, das rechte acht, weil der Penisnerv dazu kommt (s. u.). Dazu die beiden Buccalconnective. Die Pedalganglien sind durch eine einfache Commissur verbunden, dazu aber kommt noch eine zweite feine Parapedalcommissur, so zu deuten, weil sie einem feinen Nerven den Ursprung gibt (VI). Von den Pleuralganglien geht eine Visceralkette aus, mit viel längerer Visceralcommissur, als bei irgend einem anderen Pulmonat. Als Reste der Chiastoneurie enthält sie das Supraintestinalganglion, welches das Osphradium und die benachbarte Haut versorgt (*Sp*), und das Subintestinalganglion (*Sb*) mit einem zarten Nerven, der unter dem Spindelmuskel hindurch zur Umgebung der weiblichen Öffnung, sowie zum Mantel zieht in der Umgebung des Rectums. Das Abdominalganglion gibt einen Nerven an das Rectum, der andere verzweigt sich an Niere, Pericard, Enddarm und, unter Einschaltung von drei kleinen Knoten, an den Genitalien. Dazu aber lagert sich links der Visceralcommissur ein Parietalganglion (*Par*) ein, mit Nerven zum linken Integument, und noch ein kleines accesorisches Ganglion zwischen Parietal- und Subintestinalganglion. Die frühere Annahme Pelseneers, welcher das Subintestinalganglion als linkes Parietalganglion deuten wollte, wies Plate zurück wegen der Innervierung. Das Parietalganglion erscheint als Neuerwerbung innerhalb der Pulmonaten. Das Subintestinalganglion verschmilzt vielmehr mit dem Abdominalganglion. Das Supraintestinalganglion dagegen wird zum rechten Parietalganglion, denn beide innervieren, wie namentlich klar aus den Zeichnungen Lacaze-Duthiers an Basommatophoren hervortritt, das Osphradium. Ich hob diese Besonderheit hervor, indem ich es als Geruchsganglion bezeichnete. Es wären demnach die beiden Parietalganglien nicht als antimere Nervenknoten zu nehmen; wesentlich bleibt die Herausbildung neuer Zentren und Nerven, mindestens eines in der Visceralcommissur, sowie deren Verkürzung. Beide bedingen den Charakter des Pulmonatenschlundrings. Die Möglichkeit einer anderen Deutung s. u.

Mahnt aber schon die Einlagerung der beiden neuen Zentren (Textfig. 73 *Par* und *gl*) in der Commissur und die Schwierigkeit, die Knoten dieser Commissur auf ein bestimmtes Schema zu bringen, zur Vorsicht beim Gebrauch einer bestimmten Nomenklatur, so erhöht sich die Unsicherheit durch Verschmelzungen in verschiedener Richtung. Das Schema würde lauten für eine rechtsgewundene Schnecke:

Pulmonat.	Prosobranch.
Rechtes und linkes Pleural- oder Commissuralganglion.	
Linkes Parietalganglion.	fehlt.
Abdominalganglion.	Subintestinal- + Abdominalganglion.
Rechtes Parietalganglion. . . .	Supraintestinalganglion.

Die Bezeichnungen wechseln nach den Autoren. Lacaze-Duthiers bezeichnet den ganzen Distrikt als centre asymmétrique, Böhmig (711)

spricht von zwei Commissural-, zwei Pallialganglien und einem Intestinalganglion u. dergl. m. Pelseneer ist neuerdings so konsequent, daß er den Namen Parietalganglion bloß für die Neuerwerbungen der linken Seite, für die rechte aber die Bezeichnung Supraintestinalganglion verwendet (934).

Wesentlich ist, daß die Pleuralganglien keine Nerven abgeben. Danach wird man auch bei den Formen, bei denen eine Reduktion in der Visceralkette eintritt, zu urteilen haben, solange nicht entweder ontogenetische oder histologische Studien die ursprüngliche Disposition klarlegen. Wenn die fünf Knoten sich auf drei reduzieren, kann also die Verschmelzung eine verschiedene sein. Die beiden (im Grunde genommen gar nicht zusammengehörigen) Parietalganglien rücken entweder nach außen und verschmelzen mit den Pleuralganglien, oder sie legen sich in medialer Verschiebung an den Abdominalknoten an, in dem sie aufgehen. Während sonst die Basommatophoren durch die scharfe Trennung der fünf Visceralganglien ausgezeichnet sind, hat *Ancylus* nur drei vom ersteren Typus, ebenso *Siphonaria,* bei der Köhler (848) von Pleurointestinalganglien redet, ebenso *Oncidium*; das Abdominalganglion ist von beiden getrennt durch mehr oder weniger lange Commissuren, es liegt mehr nach der linken Seite hinüber. Den zweiten Typus stellt etwa *Ennea* dar, bei der nach Wiegmann die Pleuralganglien nervenfrei und von dem einzigen Nerven abgebenden Knoten der Visceralkette zum Teil weit abstehen, er entspricht den beiden Parietalganglien samt den abdominalen.

Das Extrem der Verschmelzung stellen etwa *Vaginula, Hyalimax* und die Janelliden dar. Bei *Vaginula* schlägt sich eine einzige Ganglienmasse ganz herüber, die wohl verschiedene Eindrücke zeigt, doch ohne daß es möglich wäre, zu entscheiden, ob ursprünglich eine Gliederung vorlag. Ähnlich ist es bei *Triboniophorus* nach Pfeiffer, der im einzelnen nachwies, daß die Ganglienmasse an ihrem Vorderrande noch die Teilung in die einzelnen Knoten aufweist, daß sie aber innerlich und äußerlich nach hinten zu verfließen, so daß die hintere Kontur überhaupt keine Einschnitte mehr zeigt, zuerst die beiden lateralen, dann auch die medialen. Denn es handelt sich nur noch um die, die meist vorkommen, d. h. bei denen das Abdominalganglion mit dem linken Parietal- oder Pallialganglion verschmolzen ist. Diese erste Verschmelzung ist außerordentlich häufig.

Doch kommt auch bei gleichfalls rechts gewundenen Formen die umgekehrte vor. So bildet Lacaze-Duthiers*) den Schlundring von *Helix aspersa* ab, bei dem das Abdominalganglion mit dem linken, und dazu die von *Stenogyra decollata,* bei dem es mit dem rechten Parietalganglion sich vereinigt.

Versucht man, etwas systematisch zu gruppieren, so erhält man eine Übersicht, die mit einem natürlichen System wohl kaum eine schärfere Parallele zeigt, etwa folgendermaßen.

*) Lacaze-Duthiers, Sur les Ganglions, dits palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastéropodes. Arch. de zool. expér. et gén. (3) VI 1898.

Die stärkste Trennung und die längste Commissur weist *Chilina* auf mit 7 Ganglien.

Die gleiche Zahl hat nach Pelseneer *Latia* (Textfig. 74), doch in

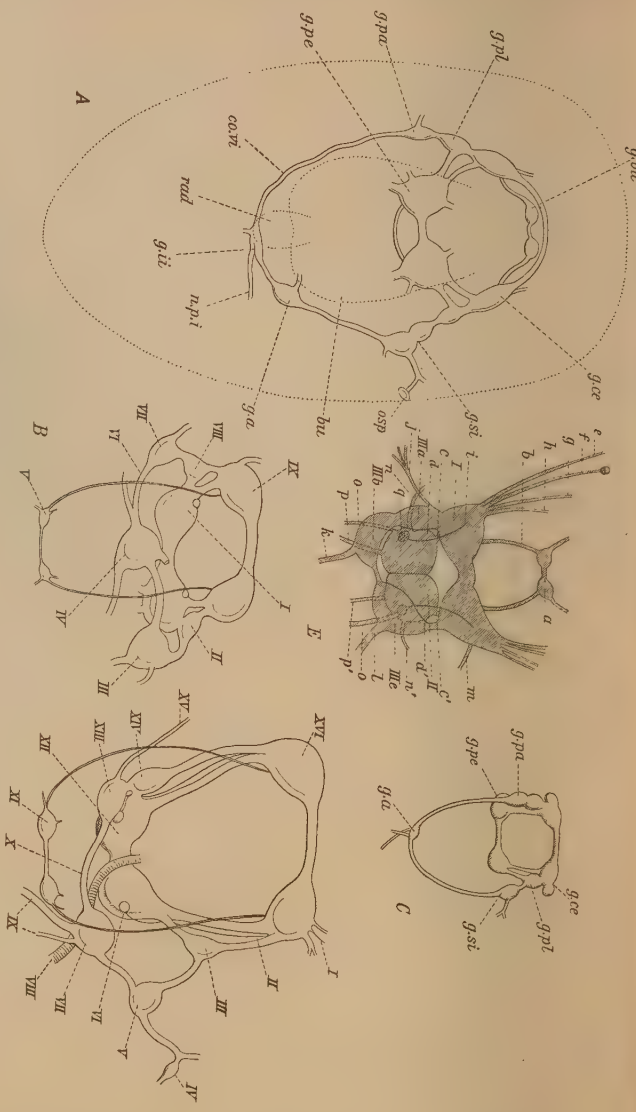


Fig. 74.

Nervensystem niederer Pulmonaten: *A. Latia neritoides. B. amphipola nux avellana. C. Otina otis. D. Auriculla myosotis. E. Anoylus (Acroloxus) lacustris.*

Für *A* und *C* gelten folgende Buchstaben: *bn* Pharynx. *co vi* Visceralcommissur. *g.a* Abdominal-, *g.bu* Buccal-, *g.ce* Cerebral-, *g.ii* Infraintestinal- oder Parietal-, *g.pa* Parietal-, *g.pe* Pedal-, *g.pl* Pleural-, *g.si* Supraintestinalganglion. *n.p.i* Nerv der unteren Mantellappen. *osp* Öffnung des Samenleiters. *rad* Radialarteriold. — Für *B. I* Pedal-, *II* rechtes Pleural-, *III* Supraintestinal-, *IV* Abdominal-, *V* Buccal-ganglion. *VI* Visceralcommissur. *VII* Infraintestinal- oder Parietal-, *VIII* leichtes Pleural-, *IX* Cerebralganglion. — Für *D. I* Penisnerv. *II* Acusticus. *III* Rechtes Pleural-, *IV* Osphradial-, *V* Supraintestinalganglion, letzteres mit dem rechten Mantelnerven. *VI* Statocyste. *VII* Abdominalganglion. *VIII* Aorta. *IX* Visceralnerven. *X* Visceralcommissur. *XI* Buccal-, *XII* Pedal-, *XIII* Infraintestinal- oder Parietal-, *XIV* Linkes Pleuralganglion. *XV* linker Mantelnerv. *XVI* Cerebralganglion. — Für *E. I* Cerebral-, *II* Pedalganglion. *IIIa* und *IIIb* Linkes und rechtes Pleuroparietalganglion. *IIIb* Abdominalganglion. *a* Buccalganglion. *b* Buccalconnectiv. *e* und *e'* Cerebropedal-, *d* und *d'* Cerebrovisceralconnectiv. *e* Fühlernerv. *f* Opticus. *g* Äußerer, *h* innerer Kopfnerv. *i* Acusticus. *j* Mantelnerv. *k* Genitalnerv. *l* Linker Mantelnerv. *m* Penisnerv. *n* und *n'* vordere Pedalnerven. *o* und *o'* hintere äußere, *p* und *p'* hintere innere Fußnerven. *q* Statocyste. *A–D* nach Pelseneer. *E* nach André.

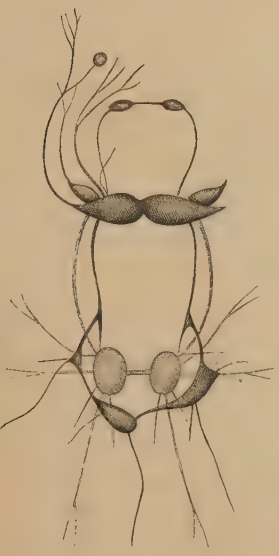
etwas anderer Verteilung, links ein Parietalganglion, das rechte oder Supraintestinalganglion in Teilung begriffen, das Subintestinal- und das Abdominalganglion noch nicht verschmolzen, also eine ganz ähnliche und weite Visceralkette wie bei *Chilina*, doch ohne die Kreuzung oder Chiastoneurie, bereits euthyneur geworden.

Nach v. Iherings Zeichnung*) würde sich hier *Stenogyra decollata* anschließen, mit 6 Ganglien in der Visceralcommissur. Die Zahl würde dadurch herauskommen, daß links 2 Parietal- oder Pallialganglien vorhanden sein sollten. Da es sich um ein Versehen handeln muß, wie ich nachwies**), fällt die Form unter die nächste Gruppe

mit 5 gut getrennten Ganglien, d. h. die normale Grundlage der Pulmonaten schlechthin. Hierher gehören etwa außer den Limnaeiden und Planorbiden von den Basommatophoren *Otina* und *Amphibola* nach Pelseneer, *Auricula* (v. Ihering u. a.), *Carychium* (Simroth), unter den Stylommatophoren *Balea, Clausilia, Stenogyra, Buliminus,* die Pupen. Dabei bestehen allerlei Unterschiede, namentlich bei den Basommatophoren. *Auricula* und *Amphibola* verteilen die Ganglien gleichmäßig in der Commissur, *Otina* verschiebt die Parietalganglien nach den pleuralen, wobei wieder rechts und links verschiedene Grade der Asymmetrie herauskommen, mit guter Trennung der einzelnen Knoten durch Commissur- oder Faserzüge, während bei den Limnaeen die Ganglien sich oft schon bis zur Berührung nähern. Dicht gedrängt sind sie bei den Limaciden und Arioniden.

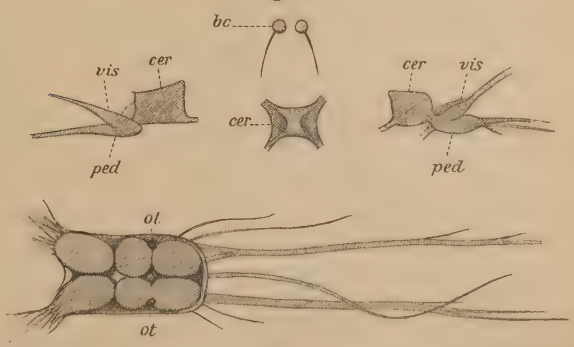
3 Ganglien unter Verschmelzung der Parietalganglien mit den pleuralen treffen wir bei *Ancylus* und *Siphonaria,* bei Oncidiiden, bei letzteren so, daß das Abdominalganglion aus einer Häufung zahlreicher zusammengedrängter Beeren zu bestehen scheint (Plate 955).

Fig. 75.



Nervensystem von *Carychium minimum.* Nach Simroth.

Fig. 76.



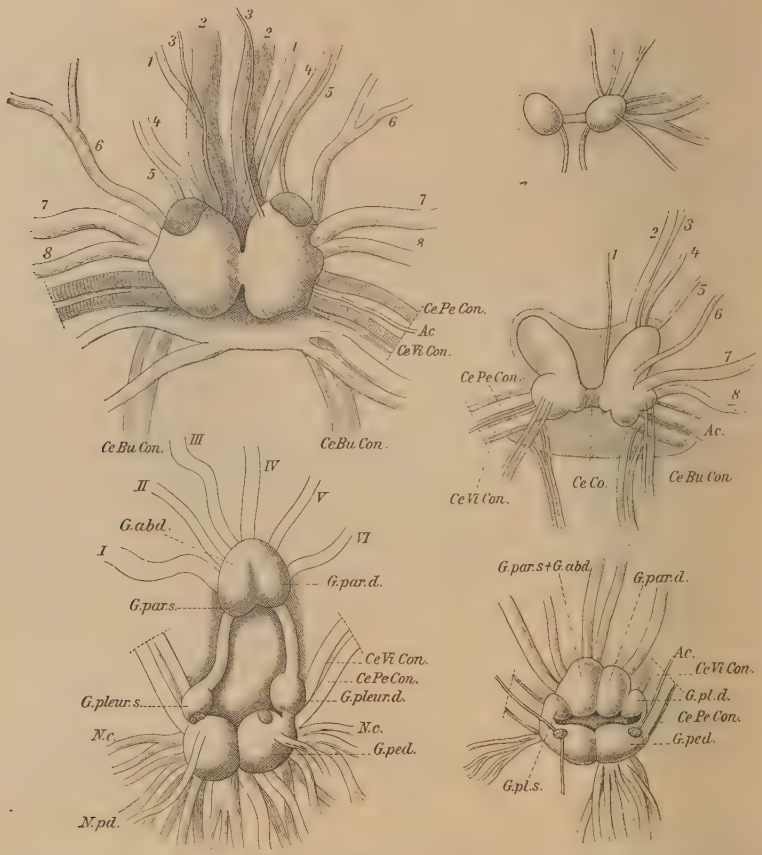
Schlundringe mit starker Verschmelzung. Oben von *Ostracolethe,* von rechts und links dazwischen die Cerebralganglien von oben. Unten: von *Atopos,* von oben. *bc* Buccalganglion. *cer* Cerebralganlion. *ot* Statocyste *ped* Pedalganglion. *vis* Visceralganglion. Nach Simroth.

*) v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken 1877.

**) Simroth, Nervensystem und Bewegung der deutschen Binnenschnecken 1882.

Vollkommene Verschmelzung zu einem quergelagerten wulstförmigen Ganglion zeigen *Vaginula, Atopos, Ostracolethe, Hyalimax,* dazu die Janelliden im Übergang, so daß der Vorderrand noch gegliedert erscheint.

Fig. 77.



Links Schlundring von *Ennea Dussumieri*, rechts von *Planispira surrecta.* Die Cerebralganglien sind abgetrennt. Die Bezeichnungen sind verständlich. *G.par.d.* rechtes, *G.par.s.* linkes Parietalganglion. *1* Innerer peritentaculärer Nerv. *2.* Ommatophorennerv. *3.* Opticus. *4.* Äußerer peritentaculärer Nerv. *5.* der den vorigen begleitende sehr feine Nerv. *6.* Stirn-Oberlippennerv. *7.* Nerv des kleinen Tentakels. *8.* Unterlippennerv. *Ac.* Acusticus. An den Pedalganglien von *Planispira* sind links die Halsnerven, rechts die Fußnerven gezeichnet, dazu die Buccalganglien. Nach Wiegmann.

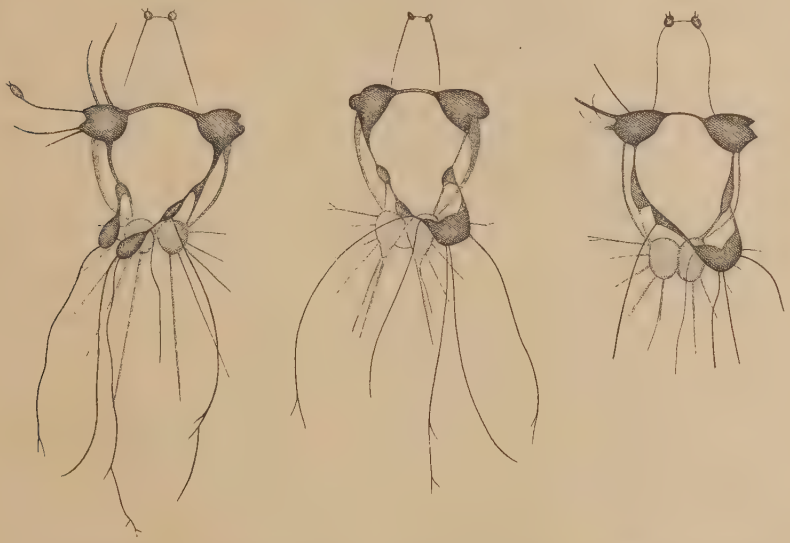
Succinea läßt nur noch das Pleuralganglion unterscheiden, noch etwas mehr gliedert *Omalonyx* bei sonst gleicher Zusammendrängung.

Das Abdominalganglion verschmilzt mit dem linken Parietalganglion bei *Cochlicopa, Macrochlamys, Euhadra, Cathaica* und vielen echten *Helix*, z. B. *H. pomatia.* Bei den Heliciden wird oft das Neurilem so dick, daß

es eine einheitliche Masse vortäuscht, die sich aber bei weiterer Präparation in die 5 oder doch 4 einzelnen Knoten auflöst.

Die Raublungenschnecken haben die allerverschiedensten Verhältnisse. 5 gut getrennte Knoten finden wir bei den Testacellen (Plate 954, Lacaze-Duthiers 855), bei *Paryphanta* (Beutler 684), bei *Selenochlamys* und *Phrixolestes* (Simroth). 4 Knoten haben *Daudebardia* (Plate), *Hyrcanolestes* (Simroth), *Ennea* (Wiegmann 1539), die letztere so, daß wieder die beiden medialen, d. h. das rechte Paritalganglion und das aus dem linken Parietal- und dem Abdominalganglion gebildete Parieto-Abdominalganglion beinahe

Fig. 78



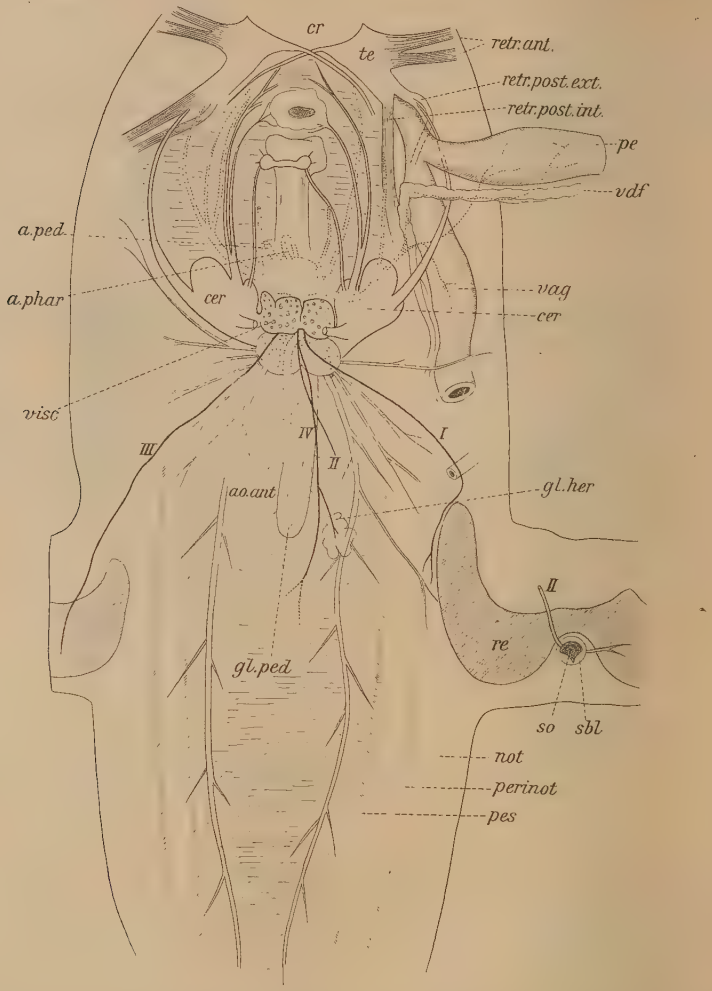
Nervensystem von *Balea perversa*, *Cochlicopa lubrica* und *Patula rotundata*. Nach Simroth.

verschmolzen, von den pleuralen aber weit getrennt sind. Einen weiteren Schritt bildet *Pseudomilax*, bei dem noch die beiden Pleuralganglien getrennt sind; zwischen ihnen lagert ein querer Wulst, das Verschmelzungsprodukt der beiden Parietalganglien mit dem abdominalen. In dieser Richtung bildet *Trigonochlamys* das Extrem, indem auch noch die Pleuralganglien in den Wulst aufgehen. Ähnlich liegen die Verhältnisse (1688) bei den Glandiniden nach Strebel. Auch bei *Strebelia*, *Streptostyla* und *Glandina* bildet die gesamte Visceralkette einen einheitlichen, mehr rundlichen Knoten, der den Pedalganglien dicht aufgelagert ist. Beide Gruppen sind bekanntlich durch die hindurchtretende vordere Aorta getrennt. *Streptostyla* deutet am Vorderrande des einheitlichen Visceralknotens noch durch eine Anzahl von Einschnitten die Zusammensetzung an.

Fast in allen diesen Fällen stärkster Konzentration fehlt noch der Nachweis, wieviel auf Kosten des Neurilems zu setzen ist, wieviel auf wirk-

liche Verschmelzung. Bis zu entsprechender Durcharbeitung wird es schwer sein, die wahre Bedeutung für das System und die Verwandtschaft abzuschätzen. Bei *Hyalimax* konnte ich die völlige Verschmelzung zu

Fig. 79.

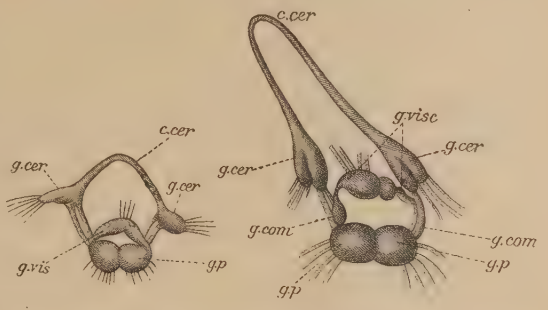


Nervensystem von *Janella*. *ao.ant* Kopfaorta. *a.ped* Fußarterie. *a.phar* Pharynxarterie. *cer*. Cerebralganglien. *cr*. Gekreuzte Tentakelmuskeln. *gl.her* Zwitterdrüse. *gl.ped* Fußdrüse. *not* Notum. *pe* Penis. *per* Perinotum. *pes* Fuß. *re* Niere. *retr.ant.* vorderer, *retr.post.ext.* hinterer äußerer, *retr.post.int.* hinterer innerer Tentakelmuskel. *sbl* Postpalliales Sinnesorgan. *te* Tentakel. *vag* Vagina. *vdf* Samenleiter. *visc* Visceralganglien. *I* bis *IV* Visceralnerven. Nach Plate.

einem einzigen halbkreisförmigen Knoten nachweisen. Bei den höher stehenden und größeren Formen verbirgt sich die Gliederung zumeist unter starkem Bindegewebe, das höchstens verschwommene Konturen noch

unterscheiden läßt, z. B. bei den großen *Helix* (Textfig. 81). Wiegmann namentlich hat in diesem Sinne eine Reihe von Schlundringen abgebildet, von *Parmarion*, *Helicarion*, *Medyla*, *Everettia*, *Dendrotrochus*, *Hemiplecta*, *Xesta*, *Trochomorpha*, *Planispira* (Textfig. 77), *Albersia*, *Papuina*, *Amphidromus*. Doch hat die viele Mühe nichts weiter ergeben, als daß die Ganglien durch undeutliche Umrisse sich aus einer einheitlichen Masse herausheben, und daß bei einer Art von *Helicarion* noch ein besonderer Knoten zwischen Pleural- und Parietalganglion wenigstens am vorderen Umfang der Kette angedeutet zu sein scheint. Vorläufig ergeben alle diese Untersuchungen im besten Falle ein hohes Gleichmaß nach demselben Schema.

Fig. 80.



Schlundringe mit langer Cerebralcommissur, links von *Trigonochlamys*, rechts von *Phrixolestes*. *c.cer* Cerebralcommissur. *g.cer* Cerebralganglien. *g.com* Pleural-(Commissural-)Ganglien. *g.p* Pedalganglien. *g.visc* Visceralganglien. Nach Simroth.

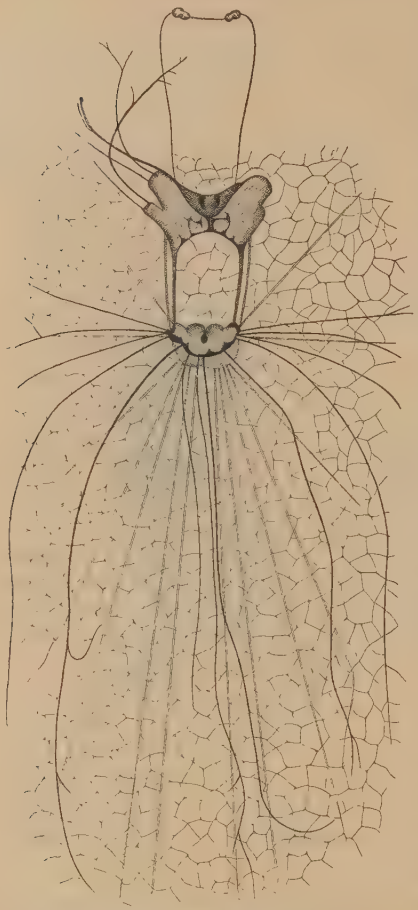
Beachtung verdient wohl noch der verschiedene Grad von Asymmetrie, der sich bei der Visceralkette nicht nur in der häufigen Verschiebung des Abdominalganglions nach links und in der Verschmelzung mit dem linken parietalen ausspricht, sondern ebenso durch die verschiedene Stärke der rechten und linken Ganglien einen Ausdruck findet. Namentlich macht das rechte Parietal- (Supraintestinal-, Geruchs-) Ganglion seinen Einfluß geltend, es bleibt meist größer als das linke Parietalganglion, auch liegt es bei jungen Tieren nicht selten höher, als bei alten, wodurch es die Detorsion der Pulmonaten bezeugt (Pelseneer). Die Differenzen sind um so weniger auffällig, als die rechte und linke Hälfte einander morphologisch keineswegs zu entsprechen scheinen (s. o.). Da sich vorläufig aber noch kaum eine durchgreifende Regel findet läßt, mag es genügen, auf die Abbildungen zu verweisen.

Möglichkeit einer anderen Auffassung.

Wenn ich in dieser Darstellung der Auffassung gefolgt bin, welche sich in den letzten Jahren über die Visceralcommissur und ihre Ganglien ausgebildet hat, so muß ich doch die Möglichkeit betonen, daß die ganze Deutung keineswegs auf vollkommen gesicherter Basis stehen dürfte. Bei *Planorbis* (XV, 3) besteht eine zweite Commissur oder Anastomose zwischen einem Nerven des linken Parietalganglions, d. h. hier bei der linksgewundenen Schnecke des Supraintestinalganglions und einem des Abdominalganglions. Ferner weist Nalepa (912) auf die Ähnlichkeit der

dem Genitalnerven eingelagerten Genitalganglien (Textfig. 73 *gl'*, *gl''* und *gl'''*), mit den entsprechenden Ganglien in der Visceralcommissur der Prosobranchien hin. Danach scheint mir die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen zu sein, daß die ursprüngliche Visceralcommissur einen weiteren Bogen beschrieb als bei *Chilina*, und daß diese Commissur entweder noch erhalten, aber wegen noch nicht aufgefundener letzter Anastomosen noch nicht aufgedeckt ist, oder daß sie in den meisten Fällen durch Rückbildung peripherischer Teile unterbrochen und nur selten, wie bei *Planorbis*, erhalten wurde. Dann würde die Kette, wie sie bei *Chilina* vorliegt und die Grundlage für die übrigen Pulmonaten abgibt, erst auf sekundären Anastomosen beruhen, so daß die übliche Homologisierung mit der Visceralcommissur der Prosobranchien hinfällig und durch eine neue zu ersetzen sein würde. Hier müssen künftige Untersuchungen einsetzen, vorausgesetzt, daß überhaupt eine strenge Homologie tunlich ist. Die Tatsache, daß *Chilina dombeiana* die stärkste Chiastoneurie zeigt, wird von der veränderten Auffassung nicht berührt.

Fig. 81.



Nervensystem von *Helix arbrustorum, nemoralis* und *pomatia*. Nach Simroth.

2. Die Cerebral- oder oberen Schlundganglien und ihre Verbindungen.

Für die Cerebralganglien scheinen drei Punkte von wesentlicher Bedeutung, die durch die Länge der Cerebralcommissur bedingte gegenseitige Lage und die Lagebeziehung zum Schlundkopf, die Gliederung in einzelne Lappen von verschiedener Funktion und die noch im Fluß befindliche Vergrößerung während der postembryonalen Entwicklung oder doch der späteren Embryonalzeit. Über die Größe in ihrem Verhältnis zum Körperumfange wissen wir leider gar nichts, eine Trübung entsteht noch durch das gelegentliche Verschmelzen mit den Pleuralganglien bei entsprechend

seitlicher Lage, wie sie bei *Ancylus, Hyalimax*, Oncidiiden, Vaginuliden und wohl auch bei *Atopos* und *Ostracolethe* vorzukommen scheint, bei altertümlichen Formen also.

Beziehung zum Pharynx.

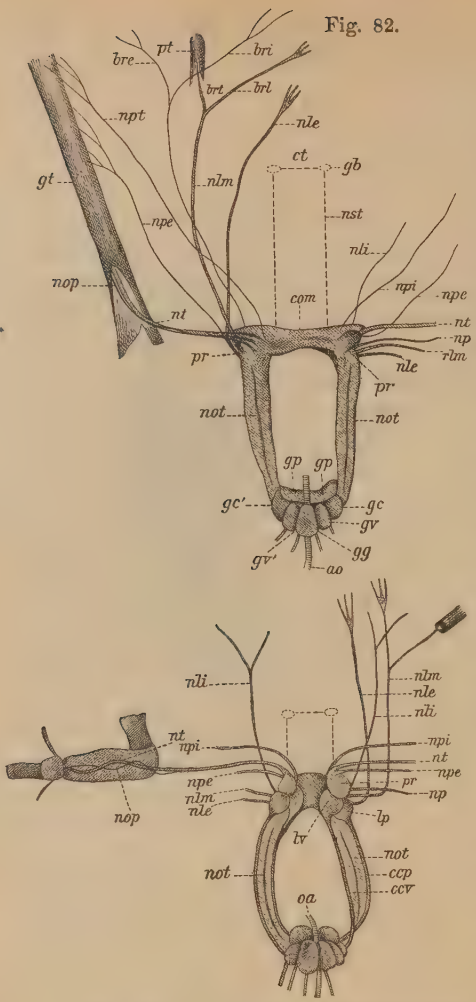
Zunächst ist auf einen Unterschied hinzuweisen in dem Lageverhältnis zu den Eingeweiden, wobei allerdings das wesentlich bestimmende Moment vermutlich auf Seiten der letzteren liegt. Im allgemeinen finden sich die Cerebralganglien und der ganze Schlundring hinter dem Pharynx, so daß der Ösophagus mit den Speichelgängen durch ihn hindurchtritt. Bei den Auriculiden aber, nebst *Otina* und *Latia* unter den Basommatophoren nach Pelseneer, unter den Stylommatophoren nach Strebel bei den Glandiniden, nach M. Woodward bei *Natalina* (1055), nach meiner Darstellung bei *Selenochlamys* tritt umgekehrt der Schlundkopf durch den Ring, der ihn vorn umfaßt. Es ist das um so auffallender, als die Glandiniden Raublungenschnecken sind, mit einem gewaltig langen Pharynx, der etwa dem der Testacellen entspricht, bei denen doch der Schlundring vom Schlundkopf unabhängig bleibt. Diese Extreme mögen hervorgehoben werden, denn sie schließen die bei normalem kurzen Pharynx wohl mögliche und geäußerte Vermutung aus, als könne der Pharynx bei Retraktion durch den Schlundring gezogen werden. Eine solche Verlagerung im Individuum ist in den erwähnten Fällen unter allen Umständen ausgeschlossen, man vergleiche etwa die Verhältnisse von *Selenochlamys* (S. 171, Fig. 50 *F* u. *G*), wo der Pharynx hinter dem Schlundring durch quere Muskeln festgehalten wird. Nabias bemerkt (909), daß bei *Helix, Arion* und *Zonites* der Schlundring weit genug sei, um dem Pharynx den Durchtritt zu gestatten, im Gegensatz zu *Limax*, wo nur der Schlund mit den Speichelgängen Platz findet. Ob aber die Verlagerung und das Durchziehen des Pharynx durch den Ring noch statt hat, wird nirgends angegeben. Nur für *Daudebardia* gibt Plate an, daß der Schlundring bald noch das Hinterende des Schlundkopfes umfaßt, bald von ihm abrutscht. Welches die ursprüngliche Lage der Cerebralganglien sei, ob vor, ob hinter dem Pharynx, ist wohl kaum zu entscheiden, wenn man auch die erstere für die wahrscheinlichere halten möchte.

Die stärkste Unabhängigkeit beider Organe treffen wir bei manchen Vaginuliden, wo nicht nur der Pharynx vor dem Schlundring liegt, sondern auch die Speicheldrüsen, da doch sonst die Speichelgänge mit durch den Ring gehen.

Beziehungen der Cerebralganglien innerhalb des Schlundrings.

Die Lage der Cerebralganglien im Schlundringe, die durch die Länge der Cerebralcommissur und der Connective bedingt wird, ist wechselvoll genug. Das Extrem wird gebildet, wenn die Hirnknoten ganz auf die Seite rücken bis zur Berührung mit den übrigen Ganglien. Dabei kann sich die Grenze gegen die Pleuralganglien verwischen, so daß man selbst

Fig. 82.



Oben: Schlundring von *Helix aspersa*. Unten: Schlundring von *Zonites algirus*.
ao Aorta. *bri bre* Innerer Zweig des inneren Lippennerven, endet im oberen Mundumfange. *brl* Innerer Zweig des mittleren Lippennerven, der zum Mundlappen geht. *brt* Äußerer Zweig derselben, zum kleinen Fühler. *ccp* Cerebropedalconnectiv. *ccv* Cerebrovisceralconnectiv. *com* Cerebralcommissur. *ct* Commissur zwischen den Buccalganglien. *gb* Buccalganglien. *gc, gc'* Commissuralganglien. *gg* Genital-, s. Abdominalganglien. *gp gp'* Pedalganglien. *gt* Ommatophor. *gv* Visceralganglien (Parietal- und Supraintestinalganglien). *lp* Pedallappen des Hirns. *lv* Viscerallappen des Hirns. *nle* Äußerer, *nli* innerer, *nlm* mittlerer Lippennerv. *nop* Opticus. *not* Acusticus (Nerv der Statocyste). *np* Penisnerv. *npe* Äußerer, *npi* innerer Circumtentakularnerv. *nst* Buccalconnectiv. *nt* Ommatophorennerv. *pr* Procerebrum. *pt* Kleiner Fühler. Nach Nabias.

ein kurzes Cerebrovisceralconnectiv, dessen Fasermasse ganz in Ganglienzellen gehüllt ist, als Markstrang bezeichnen könnte, wie es Nabias beschreibt (s. u.), ohne daß man doch daraus einen phylogenetischen Schluß auf tiefere Stufe machen dürfte. Im allgemeinen bleibt auch hier die reinliche Scheidung, die für die Pulmonaten charakteristisch ist, bestehen. Den Gegensatz bildet das Zusammenrücken der Cerebralknoten in der Mediane bis zur gegenseitigen Berührung und Verschmelzung. Das ist fast immer mit entsprechender, kompensatorischer Verlängerung der Connective verbunden; denn die unteren Schlundganglien schieben sich niemals nach oben. Doch kann die Verlängerung wegfallen bei stärkster Konzentration und Verengerung des Ringes. Danach wird man etwa die folgende Reihe aufstellen können:

Die Oncidiiden haben eine sehr lange Cerebralcommissur (XV, 5), die Connective sind auf Null reduziert. Bei den Vaginuliden (XV, 4) ist wohl die Commissur etwas kürzer, sonst ähnlich. *Latia* nach Pelseneers Darstellung würde sich anschließen (Textfig. 74); dazu *Chilina* (Textfig. 73), auch die Janelliden (Textfig. 79), erstere mit mittlerer Länge

der Connective, die bei letzteren völlig verkürzt sind. Den Janelliden kann man die Succineiden und *Hyalimax* anreihen. Die Basommatophoren haben sowohl die Cerebralcommissur wie die Connective von mittlerer Länge, etwa das harmonische Bild, das bei *Clausilia*, *Pupa*, *Cochlicopa*, *Patula* usw. wiederkehrt (Textfig. 78). Bei *Ancylus* und *Gundlachia* bleibt die Commissur ebenso, die Connective verkürzen sich. Unter den Raublungenschnecken treffen wir auf die größten Gegensätze. *Testacella*, *Daudebardia*, *Plutonia* stellen etwa das harmonische Mittel, bei *Hyrcanolestes* verlängert sich die Cerebralcommissur, ähnlich bei *Trigonochlamys*, noch weit mehr bei *Phrixolestes* (Textfig. 80), wobei sich die Connective verkürzen, *Pseudomilax*, *Selenochlamys* haben ebenso die lange Commissur, bei *Paryphanta* verkürzt sie sich beträchtlich (Textfig. 85), bei den Glandiniden, *Natalina* und *Ennea* (Strebel, M. Woodward und Wiegmann) verschmelzen beide Cerebralganglien zu einem rundlichen Knoten (Textfig. 77), der von der Mittellinie etwas nach links verschoben, also asymmetrisch gelagert sein kann, von ihm gehen sehr lange Connective nach unten, zumal bei den Glandiniden, wo sie den Schlundkopf umfassen.

Das Gros der übrigen Limaciden, Arioniden, Heliciden reiht sich so an, daß meist eine Cerebralcommissur vorhanden ist, die aber bei größeren Formen sich verkürzt, so daß z. B. bei den großen echten *Helix*, den Pentatänien u. a., die Ganglien in breiter Linie zusammenstoßen. Die Connective bleiben dabei immer deutlich und verkürzen sich mäßig, am wenigsten natürlich immer das Cerebropedalconnectiv. Von *Achatina panthera* gibt Wiegmann die Umbildung in der Entwicklung unmittelbar an, bei jungen Stücken sind die Cerebralganglien durch eine kurze Commissur verbunden, bei erwachsenen stoßen sie aneinander.

Ein Maximum von Verschmelzung mag wohl *Ostracolethe* darstellen; die Cerebralganglien bilden ein Rechteck, das seitlich unmittelbar an die unteren Schlundganglien stößt, ohne daß Connective hervortreten (Textfig. 76).

Commissuren und Connective.

Zu den Cerebropedal- und Cerebrovisceralconnectiven kommt durchweg noch als dritte den Vorderdarm umgreifende Verbindung das Buccalconnectiv, vielfach als Buccalcommissur bezeichnet, ein Name, der in strenger Fassung nur der kurzen Verbindung der beiden Buccalganglien untereinander, soweit sie überhaupt sich nicht berühren, zukommt (s. u.). Dazu gesellt sich, aber wohl nur auf tiefer Stufe, eine Subcerebralcommissur, die von den Cerebralganglien ausgeht, unmittelbar um den Schlund herum. Diese Subcerebralcommissur scheint auf die Limnäen, wo sie Lacaze-Duthiers entdeckte, und auf die Oncidien, wo sie Plate fand und Stantschinsky bestätigte (1029), beschränkt zu sein. Amaudrut gibt sie außerdem an von *Achatina panthera*, *Bulimus Funki*, *Helix aspersa* und *Nanina cambodjensis*. Sie soll den Cerebropedalconnectiven entlang laufen, an einer Arterie. Nabias konnte sie bei *Helix aspersa* weder

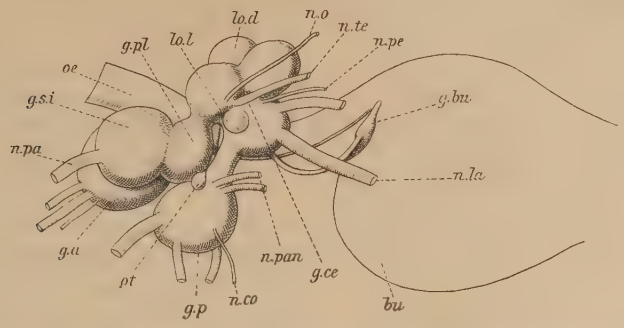
durch Sektion noch auf Schnitten finden und leugnet sie daher schlechtweg. Die Bedeutung der Commissur als Verbindung der beiden Körperhälften wird freilich abgeschwächt dadurch, daß sie einen Nerven abgibt. Lacaze-Duthiers bezeichnet sie bei *Limnaea* als Begleitnerv der Lippenarterie, jederseits einer; bei den Oncidiiden sind es jederseits zwei, der eine nach vorn, der andere nach rückwärts gewendet, ebenfalls in die Umgebung des Mundes. Es fragt sich, ob die Nerven das Primäre sind, und die Verbindung erst nachträglich erworben wurde, oder ob die funktionelle Verknüpfung bestimmter Teile beider Cerebralganglien der Ausgangspunkt war. Auffallend bleibt die Beschränkung auf die niederen Formen. Dabei ist zu bemerken, daß Nabias (911) die von Lacaze-Duthiers beschriebenen Begleitnerven der Lippenarterien wieder in Zweifel zieht. Eine Subcerebralcommissur, die v. Ihering annahm, von den Cerebralganglien aus auf dem Umwege über die Pedalganglien, wird allgemein zurückgewiesen.

Gliederung der Cerebralganglien.

Die äußere Gestalt der Ganglien, wie sie zunächst entgegentritt und abgebildet wird, ist zum guten Teil durch die Bindegewebskapsel bedingt und beeinträchtigt. Die mancherlei Lappen, die man von außen unterscheiden kann, und die man auch hat fixieren wollen, haben keine tiefere Bedeutung. Nach der Entfernung der Kapsel sollen die Ganglienumrisse nach Böhmig großen individuellen Schwankungen nach Form und Größe unterworfen sein, die nicht nur auf Deformitäten beim Präparieren zu schieben sind. Jetzt lassen sich bestimmtere Lappen unterscheiden, so nimmt Böhmig bei der Weinbergschnecke 3, bei *Limnaea stagnalis* 2 an, wobei er dem besonderen Sinneslappen, aus dem Lacaze-Duthiers den Pneumatophorennerven mit dem *Opticus* und *Acusticus* herleitet, keinen Wert beimißt. Während bei Vitrinen, Hyalinen, Clausilien, Pupen, Buliminen, Succineen, Daudebardien und den niederen Heliciden (*Patula Vallonia*) die Cerebralganglien beider Seiten scharf durch die Cerebralcommissur von verschiedener Länge getrennt und einigermaßen konform sind, schiebt sich bei den höheren Heliciden (*Fruticicola*, *Arionta*, *Chilotrema*, *Pentataenia*) eine bräunliche Zellmasse bald vor, bald hinter der Commissur, bald vorn und hinten zugleich gegen die Mittellinie vor. Bei einer jungen *Eulota fruticum* berühren sie sich in der Mittellinie noch nicht, während sie in der postembryonalen Entwicklung später als ein transversaler Belag der ganzen Commissur von etwa deren dreifacher Dicke erscheinen, wodurch das ganze Hirn eine kompakte Form erhält und die Commissur nur noch als innere Masse nachweisbar ist. Die rechte Hirnhälfte erscheint dann bisweilen anders gegliedert als die linke, wobei aber die Entscheidung schwer fällt, wieviel dabei auf ein ähnliches dunkles Pigment im Neurilem und seinen Gefäßen zu setzen ist, wieviel auf innere Gliederung. In der oben zitierten Reihe von Schlundringen, welche

Wiegmann untersuchte, erscheinen die Cerebralganglien von außerordentlich wechselnder Gestalt, je nach den Gattungen, ohne daß dabei indes bisher eine gesetzmäßige Reihe sich herausrechnen ließe. Die letzte Unter-

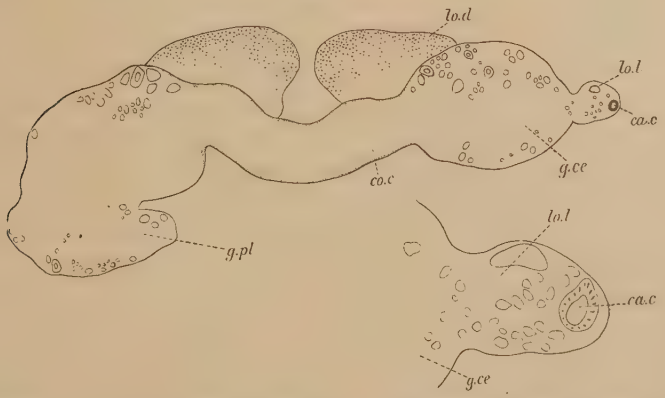
Fig. 83.



Schlundring von *Limnaea*. von rechts. *bu* Pharynx. *g.a* Abdominalganglion. *g.bu* Buccalganglion. *g.ce* Cerebralganglion. *g.p.* Pedalganglion. *g.pl* Pleuralganglion. *g.si* Supraintestinalganglion. *lo.d* Dorsallappen. *lo.l* Laterallappen. *n.la* Lippennerv. *n.co* Colummellanerv. *n.o.* Opticus. *n.pa* Pallialnerv. *n.par.* Parietalnerv. *n.pe* Penisnerv. *n.te* Tentakelnerv. *oe.* Oesophagus. *ot.* Statocyste. Nach Pelseneer.

suchung von Pelseneer läuft auf eine andere Einteilung hinaus. Danach haben alle Pulmonaten einen seitlichen accessorischen Lappen, zu welchem

Fig. 84.

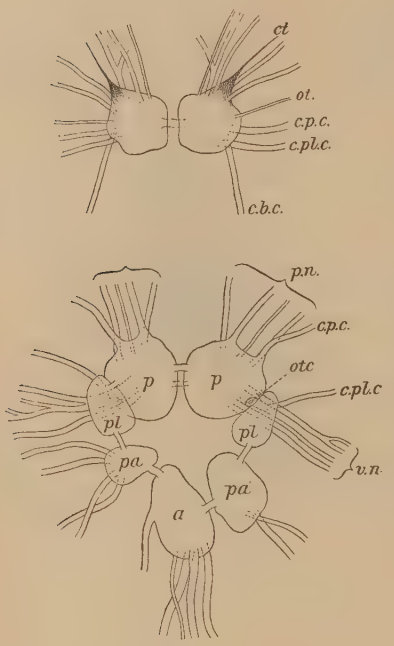


Querschnitt durch die Cerebralganglien von *Limnaea stagnalis*; darunter das rechte Ende derselben Figur, stärker vergr. *ca.c* Höhle im Cerebralganglion. *co.c* Cerebralcommissur. *g.ce* Cerebralganglion. *g.pl* Pleuralganglion. *lo.d* Dorsal-, *lo.l* Laterallappen. Nach Pelseneer.

bei den Basommatophoren allein noch ein Dorsallappen tritt. Dem Dorsallappen fehlt die nervöse Natur, der Seitenlappen ist eine sekundäre Erwerbung des Hirnes selbst.

Der Dorsallappen, von verschiedenen Autoren, zuerst genauer von Beddard, Böhmig, zuletzt von Pelseneer beschrieben, hebt sich bei den Basommatophoren von den hier orangegefärbten Ganglien des Schlundrings schon durch sein weißliches Aussehen ab. Es bedeckt den oberen Teil des Hirnes und greift bisweilen auf die Cerebralcommissur über, flach bei *Auricula*, in kleine Lappen geschnitten bei *Planorbis* usw. Er ist vom Hirn durch seine Struktur und Begrenzung scharf abgetrennt (s. u.).

Fig. 85.



Schlundring von *Paryphanta Hochstetteri* Pfr. Oben die Cerebralganglien, unten die unteren Schlundganglien. *a* Abdominalganglion. *c.b.c.* Buccalconnectiv. *c.p.c* Cerebropedalconnectiv. *c.pl.c* Cerebropleural- oder Cerebrovisceralconnectiv. *ct* Cerebraltuben. *otc* Statocyste. *p* Pedalganglien. *pa* Parietalganglien. *pl* Pleuralganglien. *p.n.* Peripherisch entspringende Pedalnerven (Epipodialnerven?). *vn* Ventral entspringende Pedalnerven. Nach Beutler.

Der Laterallappen geht kontinuierlich in das Ganglion über, er ist ein Teil des Hirnes, der nur auf einer anderen Entstehung beruht. Denn während die Ganglien flächenhaft sich in der Entwicklung vom Epithel sondern, kommt hier noch eine sekundäre Einstülpung an jedem Ganglion hinzu, ein Kanal oder Cerebraltubus, dessen Grund sich zur Blase abschnürt und mit dem Hirn verbindet. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Sarasin, Henchman, Meisenheimer, Schmidt, Pelseneer haben die Sache aufgeklärt. Die Annahme Sarasins, daß jederseits zwei Cerebraltuben vorhanden wären, wurde durch das hufeisenförmige Lumen veranlaßt, das zwei Kanäle vortäuschte. Gelegentlich bleiben die Cerebraltuben als feine Stränge bei den erwachsenen sichtbar (Textfig. 85). Dabei ist es auffällig, daß es wieder Raublungenschnecken sind, welche die Verbindung mit dem Integument am längsten bewahren. Denn auch die erwachsene *Testacella* hat nach der Beschreibung von Lacaze-Duthiers deutliche Cerebraltuben, die der Verfasser aber einfach als Verlängerungen der Cerebralganglien deutet, ohne ihre Bedeutung zu erkennen (855 Fig. 70). Das Lumen der abgeschnürten mit Epithel ausgekleideten Blase tritt auf Querschnitten durch das Hirn noch hervor, wie Pelseneer an verschiedenen Formen, *Limnaea*, *Helix*, nachwies.

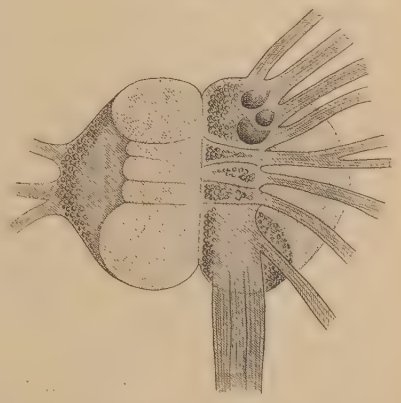
Die genauste Gliederung auf Grund der Histologie gibt Nabias (s. u.).

3. Die Pedalganglien.

Die Fußganglien sind immer zwei voneinander getrennte Knoten, die auch bei höchstem Zusammenrücken sich noch deutlich auseinander halten. Sie scheinen durchweg bis zu partieller Berührung der Medianlinie genähert, mit einziger Ausnahme von *Carychium* und von den Oncidiiden, bei welch letzteren sie ebenso weit voneinander entfernt liegen, wie die Cerebralganglien, mit denen sie jederseits eine seitliche Masse bilden. Bei den übrigen Soleoliferen haben sie die normale mediale Lage.

Sie scheinen durchweg durch zwei Commissuren miteinander verbunden zu sein, die allerdings bei starker Zusammenlagerung erst durch Schnitte sich feststellen lassen und daher nicht überall untersucht sind. Nur bei dem kleinen *Carychium* (Textfig. 75) gelang mir es nicht, die zweite Commissur zu finden. Die vorhandene ist hier relativ lang, und die Form nähert sich darin am meisten den Oncidiiden. Die vordere Pedalcommissur ist wohl durchweg stärker als die hintere, meist beträchtlich. Die hintere ist bei niederen Formen länger und frei, bei *Balea*, *Cochlicopa* usw. (Textfig. 78). Bei höheren verkürzt sie sich, so daß sich die Pedalganglien auch hinten berühren. Bei manchen Heliciden, *Chilotrema* z. B., rücken die beiden Pedalcommissuren zu einer einzigen starken Brücke zusammen.

Fig. 86.



Die Pedalganglien von *Amalia marginata*, von unten. Links sind die Epipodial- oder Halsnerven, rechts die Sohlennerven gezeichnet. Nach Simroth.

Zu diesen typischen Verbindungen tritt bei manchen Basommatophoren, *Limnaea* nach Lacaze-Duthiers, *Chilina* nach Plate, noch eine dritte, hintere, die Parapedalcommissur. Sie gibt einen unpaaren Nerven ab. Das macht es wieder unentschieden, wie bei der Subcerebralcommissur, ob sie nur aus der Verschmelzung zweier Nerven hervorgegangen ist oder eine wirkliche Verbindung zentraler Teile bedeutet. Untersuchungen darüber fehlen. Auffallend bleibt die Beschränkung auf niedere Formen.

Die Form der Pedalganglien ist meist rundlich oder elliptisch, die größere Achse in der Längsrichtung des Körpers. Bei niederen Formen mit längerer hinterer Commissur (s. o.) spitzen sich die Ganglien nach hinten zu. Wichtiger ist ihre mannigfache Gliederung, zunächst in zwei Hauptteile, von denen der eine im allgemeinen über dem anderen liegt. So gibt Böhmig eine vordere und hintere Incisur an, welche die dorsale Partie von der ventralen scheidet, bei *Arion empiricorum* bemerkt man ähnlich eine wagerechte Querfurche. Sehr klar ist die Teilung bei

Amalia (Textfig. 86), bei der sich das dorsale Zentrum deutlich über das ventrale seitwärts hinausschiebt. Das ventrale läßt außerdem eine weitere Gliederung erkennen in eine Reihe hintereinander liegender Zentren, so zwar, daß ein starkes vorderes und hinteres Zentrum drei schwächere zwischen sich haben. Bei großen Heliciden kommt eine ähnliche Struktur, durch starkes Neurilem verdeckt, auf Schnitten zum Vorschein (s. u.). Es handelt sich zwar nicht um eine Kette nach Art einer Strickleiter, immerhin aber um eine metamere Gruppierung der großen Ganglienzellen.

4. Die Buccalganglien oder stomatogastrischen Zentren.

Unter dem Eintritt des Schlundes in den Pharynx liegen die kleinen Buccalganglien fast durchweg durch eine kurze Commissur getrennt, bald rundlich, bald ellipitisch, bald birn-, bald biskuitförmig. Bei *Oncidium* gehen einige ihrer Nerven, nach Stantschinsky, eine kurze Strecke in der Buccalcommissur, die sonst nervenrein bleibt, sofern nicht, was häufig vorkommt, der Schlundkopf von ihr aus versorgt wird (s. u.).

Übersicht.

Versucht man, die Schlundringe nach ihren Umrissen und Verbindungen wenigstens oberflächlich in bestimmte Gruppen zu zerlegen, so kann man vielleicht folgendes herausschälen:

Alle Ganglien möglichst auf die Seite geschoben, die Quercommissuren lang, die Connective kurz: Oncidiiden.

Die Quercommissuren verkürzt, die Connective lang, die Ganglien möglichst an die Mediane verschoben: Glandiniden.

Zwischen diesen Extremen liegen alle übrigen, mit harmonischer Verteilung etwa bei den meisten Basommatophoren, bei den Clausilien, Pupiden, Endodontiden, Heliciden usw.

Cerebralcommissur lang, Connective verkürzt, die Cerebralganglien also zur Seite geschoben, die Pedalganglien aber bis zur Berührung genähert: Janelliden, Succineen, viele Raublungenschnecken.

Alle Commissuren und Connective verkürzt: *Ostracolethe*, *Atopos*; u. dgl. m. Eine besondere Einteilung erheischt dann immer die Länge der Visceralcommissur und die Verteilung der Ganglien in ihr.

b. **Die Nerven.**

Die Beschreibungen der einzelnen aus dem Schlundring austretenden Nerven wechseln teils wegen der verschiedenen Genauigkeit der Untersuchungen, teils aber wegen der verschiedenen Grade von Trennung oder Verschmelzung. Man sollte, streng genommen, mehr das peripherische Innervationsgebiet beachten, als die Ursprünge aus den Ganglien. Doch wird oft nach den letzteren gezählt.

1. Die Cerebralnerven

sind meist sensibler, doch wohl auch motorischer Natur. Wahrscheinlich sind eine Anzahl von Kopfnerven gemischt, doch scheinen auch rein

motorische nicht zu fehlen. Bei *Helix* und *Arion* werden etwa folgende unterschieden, nach Ihering, Böhmig, Lacaze-Duthiers, Wiegmann, denen ich mich anschloß, von der medialen vorderen Seite an:

1) der innere circum- oder peritentaculäre Nerv, zur Kopfhaut auf der medialen Seite der Tentakel,
2) der starke Ommatophorennerv,
3) der Opticus, vom vorigen oft kaum zu trennen, bald auch von Anfang an frei,
4) der äußere circumtentaculäre Nerv, für die Kopfhaut auf der lateralen Seite der Tentakel,
5) der Stirnoberlippennerv,
6) der Tentakelnerv für den kleinen Fühler,
7) der Unterlippennerv,
8) der feine Acusticus zwischen dem Cerebropedal- und Cerebropleuralconnectiv.

Dazu kommt fast durchgängig auf der rechten Seite der unpaare Penisnerv, zwischen 6 und 7. Ihering gibt in der Regel fünf Nerven an, dazu mit lateinischen Namen, Nervus labialis externus und internus, N. facialis für das kleine Tentakel.

Bei *Daudebardia rufa* vermutet Plate, daß der Ast von 5 das Sempersche Organ innerviert. Außerdem aber sieht er neben der Buccalcommissur einen Nerven heraustreten, der den Columellaris versorgt, also ein rein motorischer Nerv ist, dessen Funktion um so mehr einleuchtet, als der Spindelmuskel fortwährend bei Berührung des Kopfes in Tätigkeit tritt, um die Fühler oder den ganzen Kopf zu retrahieren. Plate zählt bei dieser Art jederseits zehn Nerven, außer dem für den *Penis*. Bei *Daudebardia* (*Libania*) *Saulzyi* sind es jedoch schon zwei weniger, indem verschiedene Wurzeln verschmelzen. Bei *Testacella haliotidea* beschreibt Lacaze-Duthiers wieder einen Nerv mehr für die Kopfhaut, indem sich offenbar ein Ast abgespalten hat und selbständig geworden ist. Für *Helix* meldet Nobre*) noch einen feinen motorischen Nerven, der in die Pharynxmuskulatur eintritt, für *Planispira* Wiegmann einen, der neben dem äußeren peritentaculären Nerv in seinem Verlauf sich schwer verfolgen ließ.

Bei Janelliden fand Plate nur drei Cerebralnerven, einen inneren labialis für die Umgebung des Mundes, einen frontalis, der die Stirnregion und mittels mehrerer kleinen Ganglien die Mundlappen versorgt, und den starken N. tentacularis für die Fühler. Er vermutet, daß er zugleich die Genitalenden, über die er sich rechts hinwegschlägt, innerviert. Pfeiffer präparierte dagegen in derselben Familie bei *Triboniophorus* eine größere Zahl, nämlich:

*) Nobre, Observaçoes sobre o systema nervoso e afinidades zoologicas de algums pulmonados terrestres. Annaes de sc. nat. I. 1894.

1) das Vorderende der Cerebralganglien läuft unmittelbar in den frontalis aus,
2) medial davon ein schwächerer motorischer Nerv für die Protractoren des Pharynx,
3) ein feiner langer Nerv lateral vom N. frontalis zur Umgebung des Mundes,
4) der starke N. tentacularis,
5) rechts ein gesonderter N. genitalis, von unten und außen entspringend mit zwei Ästen, von denen der eine dem Samenleiter, der andere dem Penis folgt,
6) noch ein feiner langer Nerv rechts, wie es scheint, für den Penis.

Bei *Vaginula* fand ich den Ommatophorennerv, an dem Keller dem Opticus wohl mit Unrecht ein großes napfförmiges Ganglion für das Auge zuschreibt, den großen Nerven für den kleinen Fühler und noch drei Nerven für die Kopfhaut und den Mundumfang, dazu den acusticus. Keller zählt statt der letzten drei Kopfnerven deren vier. Der Nerv für das kleine Tentakel teilt sich in zwei Äste für die beiden Lappen. Dazu kommt rechts der Penisnerv, der am Penis ein kräftiges Ganglion bildet, das den Penis und die Penisdrüse versorgt.

Für die Oncidiiden ist als neueste die genaue Arbeit von Stantschinsky maßgebend. Deren Cerebralnerven sind danach:

1) N. oralis, kräftig, neben dem Mund in drei Äste geteilt für die Muskulatur, also rein motorisch,
2) N. frontalis, weiter nach vorn, versorgt die Muskulatur zwischen den Tentakeln,
3) N. nuchalis, mit zwei Ästen für die Nackenhaut,
4) N. labialis, der stärkste von allen, versorgt mit drei Ästen die Lippe und gibt außerdem einen feinen Zweig nach außen ab,
5) und 6) N. tentacularis + opticus. Er gibt, bevor er in das obere Ende des Fühlers eintritt, einen Ast ab an dessen Oberfläche,
7) rechts der Penisnerv.

Für die Basommatophoren genügt es endlich, Lacaze-Duthiers' Beschreibung zu folgen. Die Nummern entsprechen denen in den Textfiguren, so daß Stärke und Anordnung ohne weiteres hervortreten:

1) Nervus opticus,
2) N. acusticus,
3) N. tentacularis,
4) N. fronto-labialis superior,
5) N. labialis medius, „grand labial moyen",
6) N. labialis minor, „petit labial",
7) N. genitalis, „pénien ou copulateur",
8) N. nuchalis,
9) N. satellites arteriarum, „nerf satellite des artères labiales".

Der letztgenannte ist derselbe, der oben bereits als Subcerebralcommissur aufgeführt wurde.

Wie man sieht, sind die Schwankungen in der Zahl unbedeutend. Ob die Auffassung betreffs der motorischen Nerven überall richtig, muß erst die Zukunft lehren. Auffallend ist höchstens die Angabe v. Iherings', daß bei *Auricula Iudae* nur das linke Cerebralganglion einen unpaaren oder asymmetrischen Nerven abgeben soll, „der eine Strecke weit zwischen den beiden seitlichen Hälften des Musculus retractor der Mundmasse hinläuft und sich dann in sie verteilt". In der Regel gilt bloß der Penisnerv für einseitig und unsymmetrisch.

2. Die Visceralnerven.

Die Grundlage, welche den Vergleich mit den Prosobranchien ermöglicht, wird von *Chilina* gebildet; die Nerven sind oben angegeben (Textfig. 73). Wichtig ist dabei die Einschaltung peripherischer Ganglien; nicht nur das des Osphradiums und des Sinnesepithels des postpallialen Sinnesorgans stellt sich ein, sondern im Inneren die kleinen Knoten des Genitalnervs. Es fällt auf, daß sowohl die äußeren wie die inneren Anschwellungen bei den höheren Landformen schwinden. Daß in den Genitalganglien Reste einer weiteren Visceralcommissur stecken dürften, die durch die Anastomosen von *Planorbis* (XV, 3) noch angedeutet zu sein scheint, wurde bereits bemerkt.

Für *Helix* macht Böhmig genaue Angaben, die im allgemeinen für die Lissopoden Geltung haben.

Aus dem rechten Parietalganglion kommen 2 Nerven, die auf eine lange Strecke in eine gemeinsame Bindegewebsscheide eingeschlossen sind und daher von Ihering für einen gehalten wurden, N. pallialis dexter externus und internus, der letztere scheint seine Wurzel zum Teil aus dem Abdominalganglion herzuleiten. Die Verbreitung dieser Mantelnerven entspricht dem Namen.

Das Abdominalganglion entsendet 3 Nerven, zu oberst den N. intestinalis, der dem Abdominalnerven s. str. entspricht, darunter den N. analis, der aus der dem Subintestinalganglion entsprechenden Abteilung kommt, und einen feinen N. cutaneus, den ich Schwanzrückennerven nannte, er entspricht wohl dem zweiten Nerven, der bei *Chilina* aus dem eigentlichen Abdominalganglion kommt. Das linke Parietalganglion gibt den N. pallialis sinister ab zur linken Mantelhälfte, er ist einfach und nicht doppelt, wie v. Ihering meinte.

Limnaea zeigt dieselben Nerven, mit der einzigen Abweichung, daß aus dem Abdominalganglion 4 Nerven entspringen statt 3, der vierte, der Aortennerv, ist bei *Helix* der Ast des N. intestinalis. Die Pallialnerven scheinen ihre Wurzeln nicht nur aus den Parietalganglien, sondern auch aus der Visceralcommissur, d. h. weiterhin aus den Pleuralganglien her-

zuleiten. Daß Lacaze-Duthiers (851) andere Namen gebraucht, tut nichts zur Sache. Sie lauten: 1. Palléal post-vulvaire, 2. palléal lateral, 3. palléal prae-vulvaire, 3a. 2me palléale antérieur, 4. génital, 5. aortique. Der erste von ihnen ist der Geruchsnerv. Die Übereinstimmung ist so weit gehend wie möglich. Es versteht sich wohl von selbt, daß bei den Formen, wo die Parietalganglien mit den pleuralen verschmolzen sind, die Visceralkette also nur aus 3 Ganglien besteht (s. o.), die Pallialnerven aus den Pleuralganglien zu kommen scheinen. Köhler beschreibt bei *Siphonaria* 3 aus dem rechten Pleuroparietalganglion, 2 aus dem linken, 3 aus dem abdominalen. Die ersten drei versorgen die rechte Mantelhälfte, eines davon das Osphradium, die beiden anderen die linke Mantelhälfte, die abdominalen die verschiedenen Eingeweide, einer aber auch den Analappen und den hinteren Teil des rechten Mantelumfangs. Für *Ancylus fluviatilis* gelten einmal die Angaben von André (Textfig. 74), sodann eine Skizze von Lacaze-Duthiers) l. c.), wonach jedes Parietopleuralganglion einen Nerven abgibt, der sich im Mantelrande seiner Seite verzweigt, links auch für das Osphradium, während aus den Abdominalganglion zwei Eingeweidenerven entspringen. Schwierigkeiten machen noch die Formen, bei denen die ganze Kette verschmolzen ist, bei gleichzeitiger Verschiebung der Mantelgrenzen, namentlich die Janelliden. Hier hat zwar Plate (959) die früheren Angaben von Bergh (881) und mir korrigiert, aber seine eigene Beschreibung stimmt nicht mit der seines Schülers Pfeiffer an *Triboniophorus* überein.

Plate unterscheidet bei Janella (Textfig. 79) 4 Visceralnerven, ohne den Versuch, sie mit denen anderer Pulmonaten zu homologisieren. Drei (I, II und IV) treten vom Hinterrande der Ganglien unmittelbar zwischen den Eingeweiden hindurch nach oben zur Rückenhaut, II und IV eine Strecke weit in gemeinsamer Neurilemscheide. I geht am Penis und Rectum vorbei zur Rückenhaut, am rechten Nierenrand entlang, also wohl auch die Niere versorgend. II hat einen ähnlichen Verlauf, aber nicht dorsal, sondern ventral vom Rectum, er endet im Diaphragma und der Sinnesblase. IV geht als Intestinalnerv zu Darm und Zwitterdrüse, III entspringt links und versorgt in erster Linie die Niere, wohl auch Herz, Herzbeutel und Lunge. Als wesentlichster Unterschied tritt in Pfeiffers Beschreibung des Janelliden *Triboniophorus* hervor, daß die postpalliale Sinnesblase mindestens 2, wahrscheinlich aber 3 Nerven erhält, deren Ursprung und Zusammenhang indes nicht genügend geklärt sind; wichtig scheint mir, daß sie von rechts und links herantreten. Von den 3 Visceralnerven geht der rechte zur Lunge, der nächste, links neben der vorderen Aorta entspringend, hat zwei Zweige, der eine verläuft mit der Aorta posterior nach hinten, der andere zu Diaphragma, Niere und Sinnesblase. Der dritte entspringt weiter links und vorn aus der Visceralkette, es ist vermutlich der zweite Nerv der Sinnesblase. Man wird vergeblich nach scharfer Homologie mit den typischen Visceralnerven suchen.

Ähnlich unsicher ist's bei den Soleoliferen. Ich sah bei *Vaginula*-Arten 7 Nerven aus der einheitlichen Pleurovisceralkette heraustreten, Keller sogar 8. Die 7 entsprangen den keilförmigen Stücken der Kette. Zum Teil verschmelzen die Nerven nachher auf eine Strecke, und zwar nach den Arten verschieden, ebenso schließen sie sich, namentlich die beiden letzten, in ihrem Verlauf auf weithin den Pedalnerven an, um sie erst gegen das Hinterende wieder zu verlassen. Sie liegen geradezu mit den Pedalnerven in derselben Bindegewebsscheide. Ein N. analis tritt zum Enddarm herüber nach rechts, andere in die vorderen und hinteren Teile des Notums und Hyponotums, endlich zu den Eingeweiden.

Bei den Oncidien wird durch die Trennung der Ganglien die Orientierung leichter, auch fällt die Verschmelzung mit Fußnerven weg. Die Untersuchungen führen über Semper, Bergh, v. Ihering, Joyeux-Laffuie, Plate bis zu Stantschinsky. Wir erhalten auch hier 8 Nerven, 3 aus jedem Pleurovisceralganglion, 2 aus dem abdominalen. Die ersten drei jederseits sind Pallialnerven (s. Pleuralnerven, Stantschinsky) für den Rücken und die seitliche Körperwand in ganzer Ausdehnung; man könnte auch wohl nur je 2 jederseits anerkennen, da je zwei gemeinsame Wurzeln haben oder sie in dieselbe Bindegewebsscheide einhüllen. Die Nerven aus dem Abdominalganglion sind der N. pulmonalis, für Lunge und Niere, aber nicht für die Genitalien, wie Joyeux-Laffuie wollte, und der N. cardiogenitalis, zum Pericard, zu den Geschlechts- und Verdauungswerkzeugen.

Noch mag bemerkt werden, daß die Zahl der Visceralnerven höher steigen kann auch bei Lissopoden. So fand ich bei *Arion empiricorum* 7, nämlich von links nach rechts: 1) Nerv zu den Seitenteilen des Mantels, 2) feiner Nerv zum hinteren Umfange des Atemhöhlenbodens, 3) Intestinalnerv, 4) symmetrisch zu 2, 5) Analnerv, 6) symmetrisch zu 1, 7) Nerv zu den weiblichen Geschlechtsorganen und mit diesem als Genitalnerv zu den Zwitterorganen aufsteigend. Wahrscheinlich sind 1 und 6 die Pallialnerven, 2 ist der N. cutaneus oder Schwanzrückennerv, und 4 sein Antimer, gewöhnlich nicht ausgebildet. Diese Nerven kommen für das postpalliale Sinnesorgan in Betracht.

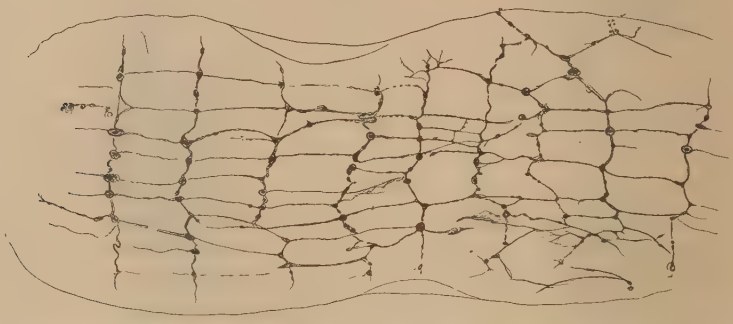
Die letzte Ausbreitung der Visceralnerven ist keineswegs überall genügend aufgeklärt. Wenn beispielsweise ein Zweig des Genitalnerven bei jenem Pericard verfolgt wurde, so bleibt es unsicher, von wo aus die Kammer, von wo aus die Vorkammer versorgt wird. Über die Ausbreitung bei Umlagerung und Umbildung der Eingeweide ist nichts bekannt, so daß sich nicht beurteilen läßt, ob die Nerven in fester Verbindung mit den Organen bleiben, oder sich neue Verbindungen herausbilden.

3. Die Pedalnerven.

Vorhin wurde Böhmigs Auffassung erwähnt, welcher bei *Helix pomatia* die Pedalganglien durch eine Incisur in eine mediale und eine laterale Abteilung geschieden sein lassen wollte. Noch klarer wird es bei *Amalia*

(Textfig. 86). Aus dem medialen Teile entspringen die Sohlennerven an dessen äußerem Rande, aus der seitlichen Ausladung darüber aber die seitlichen Fußnerven. Man hat keineswegs immer diesen Unterschied gemacht und findet ihn fast nur von Wiegmann konsequent hervorgehoben, der Hals- und Fußnerven unterscheidet; doch läuft es wahrscheinlich auf Lacaze-Duthiers' Versuch hinaus, der schon bei den pedalen Marksträngen der Rhipidoglossen zwei Abschnitte unterschied, einen für die Nerven des Epipodiums, den anderen für die Sohlennerven. Die seitlichen Fußnerven oder Halsnerven entsprechen wohl den epipodialen, ohne daß

Fig. 87.



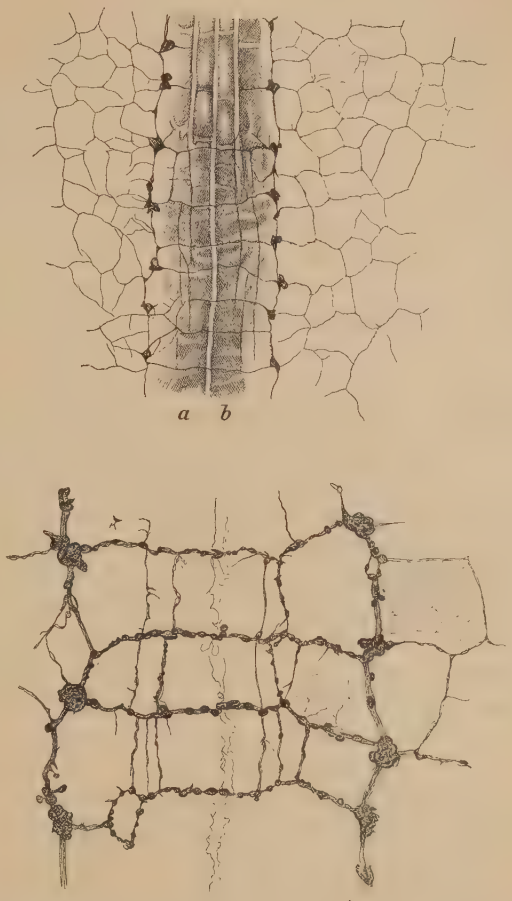
Gangliöses Nervennetz aus der Sohle einer jungen *Helix hortensis*. *Holopod*. Nach Biedermann.

die geringste Andeutung eines Epipodiums vorhanden wäre, wie denn die Turbellarien als Urformen in der Haut eine Reihe von Nervenstämmen haben, ohne daß die Hautabschnitte besonders differenziert wären.

Die Sohlennerven von *Amalia* können als typisch gelten. Jeder der mittleren hat sein besonderes Zentrum, die vorderen und hinteren verschmelzen so gut wie ihr gangliöser Zentralteil. Namentlich die hinteren bilden ein Band, das sich allmählich in die einzelnen Nerven auflöst. Auf die Verschmelzung der verschiedenen Nerven kommt es dabei nicht an, um so mehr aber auf die schließliche Auflösung und den Eintritt in die Sohle. Er erfolgt in völlig metamerer Anordnung. Je ein linker und ein rechter Ast bilden ein symmetrisches Paar, und die Paare folgen einander in gleichen Abständen, um sich dann in ein subcutanes Endnetz aufzulösen, dessen Verlauf ich früher beschrieb. Biedermann bezweifelte es erst, hat sich dann aber von der Richtigkeit der Angaben überzeugt und sie weiter verfolgt (688—690). Danach haben wir einen Unterschied zu machen zwischen Holopoden und Aulacopoden. Bei Holopoden erstreckt sich das Netz gleichmäßig über die ganze Sohlenbreite, nur am Rande werden seine Maschen unregelmäßiger, sonst setzt es sich zusammen aus Quercommissuren, die wieder durch Längsnerven verbunden sind. In die Nerven lagern sich kleine Ganglienzellen ein, teils zerstreut, teils zu Ganglienknoten verdichtet. Die Knoten begleiten in der Hauptsache die Quercommissuren. Bei den Aula-

copoden, für die *Limax agrestis* das Paradigma bildet, beschränkt sich das regelmäßige Netz mit den oblongen Maschen auf die locomotorische Mittelsohle, in den Seitenfeldern verlaufen die Fäden nach allen möglichen Richtungen ohne Ordnung. In der Mittelsohle sind die Maschen zu beiden Seiten in einigem Abstand von der Medianlinie angebracht. Dazu kommt aber ein besonders kräftiger Längsstrang jederseits über der Fußrinne, so daß das Netz der Mittelsohle eine Strickleiter darstellt. Überall sind auch hier Ganglienzellen eingestreut, am wenigsten in den Seitenfeldern, weit stärker in der Mittelsohle, bei weitem am stärksten in den beiden Längssträngen, wo relativ derbe Ganglienknoten entstehen. Sie sind oft noch viel regelmäßiger als in Textfig. 88 und liegen in gleichen Abständen an den Punkten, wo die Quersprossen sich mit den Längssträngen verbinden.

Fig. 88.



Nervennetz aus der Sohle von *Limax agrestis*, unten der mittlere Teil stärker vergrößert. *a*, *b* die Längsmuskeln. Unten in der Mitte die Fußdrüse. *Aulacopod.* Nach Biedermann.

Bei *Succinea* fand ich ein leidlich dichtes, sehr unregelmäßiges Maschenwerk mit Ganglien.

Unter den Soleoliferen ist das entsprechende Maschenwerk mit eingestreuten Ganglien in der Sohle von *Vaginula* durch Plate und Keller nachgewiesen, allerdings zunächst nur in oberflächlicherer Weise. In Kellers Figur tritt keine Anordnung nach der Längs- und Querrichtung hervor, sondern nur ein unregelmäßiges Netz.

Für die Oncidiiden glaubt Semper sich berechtigt, ein Strickleiternervensystem im Fuße zu behaupten, was indes von den übrigen Beobachtern, Bergh, Joyeux-Laffuie 840, Plate, bestritten wird. Nur

Stantschinsky fand gelegentlich eine Anastomose als Rest des Maschenwerks; er hält es für reduziert.

Bei *Limnaea* als dem einzigen untersuchten Beispiel der Basommatophoren, fand ich kein Netzwerk, die Nerven treten in einer Längslinie jederseits in die Sohle ein und strahlen namentlich nach außen mit ihren Zweigen auseinander. Manche Gabelungsstellen scheinen gangliös verdickt, doch sind nähere Untersuchungen erst noch zu machen.

Der Unterschied zwischen den Sohlennerven und den Seitennerven ist längst nicht überall so klar, wie etwa bei *Amalia*, und namentlich nicht überall auseinandergehalten, daher ich bei der nächsten Gruppe darauf zurückgreifen muß. Wenn die Sohlennerven sich wohl überall in der Sohle gleichmäßig verteilen, so liegen ihre Wurzeln oft genug unsymmetrisch in den Ganglien. So macht Plate bei den Daudebardien und Janelliden auf Verschiedenheiten der rechten und linken Seite aufmerksam. Sie sind jedenfalls nur sekundärer Natur, in erster Linie durch die einseitige Ausbildung der Genitalien veranlaßt. Doch fehlt es auch nicht an genügenden Beispielen völliger Symmetrie. Bei *Zonites verticillus* z. B. entspringen jederseits 7 Sohlennerven in einer nach außen konvexen Bogenlinie.

Die seitlichen Pedalnerven, die Homologa der Epipodialnerven, sind, wie gesagt, nicht überall scharf genug von den Sohlennerven unterschieden, so daß es nicht gelingt, die Körperregionen auf dieser Grundlage hinreichend abzugrenzen. So tritt zwar in Stantschinskys Figuren von den Oncidiiden deutlich die allgemeine Gruppierung hervor, aber die weitere Verzweigung in dem dicken Hautmuskelschlauche bleibt unsicher. Joyeux-Laffuie deutet die Gliederung dadurch an, daß er innere und äußere Fußnerven unterscheidet. Stantschinsky findet mit Plate jederseits 6 Pedalnerven. Nehmen wir die Bezeichnungen nach den verschiedenen Autoren:

Stantschinsky:		Joyeux-Laffuie:
1. N. pedalis anterior internus	=	N. pédieux supérieur.

Von der Unterseite, teilt sich gleich in 5 Zweige für den vorderen Teil des Fußes.

2. N. pedalis anterior externus.

Vom Außenrande, links mit 3, rechts mit 4 Ästen, für die vordere Seitenwand.

3. N. pedalis medius anterior.

Vom Außenrande, links mit 3, rechts mit 4 Ästen, für die Seiten des Fußes.

4. N. pedalis medius posterior	=	N. pédieux moyen supérieur.

Schräg nach hinten, mit je 2 Ästen für die hinteren Seitenteile.

5. N. pedalis posterior externus	=	N. pédieux moyen inférieur.

Sehr stark, bald in 2, nachher in 3 Äste gegabelt für den mittleren Teil des Fußes.

6. N. pedalis posterior externus	=	N. pédieux inférieur.

Vom Vorderrande der Ganglien, rechts mit 2, links mit 3 Ästen in den hinteren Fußteil.

Man wird schwerlich irren, wenn man 1, 5 und 6 als Sohlennerven, 2, 3 und 4 dagegen als Seiten- oder Epipodialnerven betrachtet. Nähere Untersuchung ist nötig.

Bei *Vaginula* haben wir jederseits 4 Nerven für die Seitenhaut. Keller*) rechnet sie zur Visceralkette. Ich betonte, daß man kein Pleuralganglion unterscheiden kann, sondern daß die Nerven aus der verschwommenen Anschwellung herauskommen. Hier ist die Trennung zwischen Epipodial- und Pedalcentren und -nerven schärfer durchgeführt, als zwischen Epipodial- und Visceralcentren und -nerven. Die Pedal- oder Sohlennerven entspringen von der Unterseite der Pedalganglien und würden gerade nach unten in die Sohle gehen, wenn nicht ihr Verlauf durch nachträgliche Verlagerung und Knickung der Fußdrüse beeinträchtigt wäre.

Auch bei den Janelliden macht die starke Verschmelzung der Pleurovisceralkette Schwierigkeiten. Die Epipodialnerven scheinen aus ihr hervorzukommen. Doch erlaubt nähere Prüfung die Richtigstellung. Dagegen sind die eigentlichen Pedalnerven höchst unklar; denn von den starken Bändern, die als Sohlennerven bis zum Hinterende verlaufen, gehen die Zweige nicht nur in die Sohle hinein, sondern auch seitlich nach außen. Plate und Pfeiffer**) melden übereinstimmend die Innervierung des Hyponotums von hier aus, ja Pfeiffer sah jederseits einen Ast zum Rücken aufsteigen. Plate will gelegentliches Übergreifen eines Nerven in ein ihm eigentlich fremdes Gebiet annehmen. Man könnte an sekundäre Anastomosen denken, ohne doch bis jetzt einen Beweis dafür zu haben.

Bei den Limnäiden beschreibt Lacaze-Duthiers 6 Fußnerven, I. N. pédieux supérieur, II. moyen, III. inférieur, IV. cervical supérieur, V. cervical inférieur, VI. columellaire. Die ersten 3 sind untere, d. h. Sohlennerven, die letzteren 3 obere, d. h. Epipodialnerven —. Der ungleichmäßigen Loslösung des Spindelmuskels und der Retraktoren überhaupt (s. o.) entspricht es, wenn bei den Testacellen, bei denen nach Plate die Seitennerven gut von den Sohlennerven getrennt sind, einer der ersteren jederseits den Tentakelretractor versorgt. Bei den verwandten Daudebardien meint Plate die beiden Nervengruppen nicht genügend sondern zu können.

Bei den übrigen lissopoden Stylommatophoren fand ich namentlich in der Anzahl der Wurzeln, mit denen die Seitennerven aus den Pedalganglien entspringen, wechselnde Verhältnisse. Die Verzweigung ist wohl nachher im allgemeinen die gleiche und wird nur durch die verschiedene Ausbildung der Retraktoren alteriert. Hier und da kommt noch ein besonderer Nerv hinzu.

---

*) W. Keller, Die Anatomie von *Vaginula Gayi* Fischer. Zool. Jahrb. Suppl. V. 1902.

**) W. Pfeiffer, Die Gattung *Triboniophorus*. Zool. Jahrb. Anat. XIII. 1900.

Eine Wurzel findet sich bei den altertümlicheren Formen, doch ohne feste Beschränkung. Hierher gehören etwa: *Balea* und *Clausilia*, *Buliminus tridens*, *Cochlicopa*, *Pupa frumentum* und *muscorum*, *Zonitoides*, *Patula*, *Vallonia*, dazu *Helix lapicida*.

Zwei Seitennerven zeigen *Rumina decollata* und *Xerophila candicans*.

Drei Wurzeln weisen manche *Helix* auf, *H. carthusiana*, *arbustorum* und *pomatia*. Bei den beiden letzteren kommt dazu ein Seitennerv mit besonderer Wurzel, nämlich von der oberen Fläche der Ganglien hinter der Otocyste, er geht zum Integument des Schwanzendes, ähnlich bei *H. vermiculata*. Er zeigt wohl, daß die ganze obere Hälfte der Pedalganglien als Epipodialcentrum zu gelten hat. Einen solchen Nerven, der von der oberen Fläche der Ganglien nach hinten zieht, beschreibt Wiegmann von vielen Stylommatophoren.

Vier Wurzeln gleich vorn, ähnlich wie bei *Vaginula*, traf ich bei *Zonites verticillus* und *Arion empiricorum*.

Die Verzweigung der Seitennerven erscheint namentlich oft recht verschieden wegen der wechselnden Ausbildung der Retraktoren. So hat *Zonites verticillus* die einzelnen Komponenten sehr verschieden entwickelt. Der Pharynxretractor entspringt hoch oben an der Spindel. Erst ein Stück darunter, also völlig selbständig, bildet sich aus der dünnen Haut des Eingeweidesacks der Retractor der Ommatophoren der Sohle heraus, und zwar so, daß seine Insertion links beträchtlich höher liegt und in einer Schräglinie nach rechts hinabsteigt. Dieser kräftige Muskel gibt jederseits ein langes Bündel für die Ommatophoren, Sohlenbündel dagegen treten nur links ab und erst in großem Zwischenraume vom Fühlermuskel hinter den seitlichen Fußnerven in die Sohle ein. Rechts sind gar keine Sohlenbündel entwickelt, sondern der Retractor ist noch völlig mit dem seitlichen Integument verschmolzen wie bei einer *Limnaea*.

Bei *Helix* treten die Seitennerven alle vor dem ersten Sohlenbündel des Spindelmuskels zum Integument über. Bei *H. arbustorum* verläuft der erwähnte hintere Seitennerv hinter dem Spindelmuskel zur Haut. Anders bei *H. pomatia* und namentlich bei *H. vermiculata*. Hier hat sich der Spindelmuskel viel stärker nach hinten entwickelt und mehr freie Sohlenbündel losgelöst, so daß der betreffende Nerv zwischen den Bündeln hindurchtreten muß; also mancherlei sekundäre Beeinflussungen.

Besondere Beachtung verdient Wiegmanns Nachweis, daß bei den Streptaxiden der Penisnerv nicht vom rechten Cerebralganglion, sondern vom rechten Pedalganglion entspringt, so daß hier die Asymmetrie in die Pedalganglien verlegt wird. Wahrscheinlich entspricht das einem ursprünglichen Zustande, da sich die Wurzel des Penisnerven überall aus dem rechten Cerebralganglion nach dem rechten Pedalganglion zu verschieben scheint (s. u.).

4. Die Buccalnerven.

Die stomato-gastrischen Nerven versorgen den Pharynx, die Speicheldrüsen und den Darm. Böhmig verzeichnet für die Weinbergschnecke jederseits von innen nach außen vorn einen Nerven für die Speicheldrüse und zwei für den Darm, dazu einen, der mit der Commissur aus dem Buccalganglion kommt, endlich hinten neben der Quercommissur einen Pharynxnerven. Bei *Limnaea* ist die Anordnung insofern verschieden, als zwei Pharynxnerven aus den vorderen abgegliederten Ganglien entspringen, ein Darmnerv aber aus dem größeren, hinteren neben der Buccalcommissur. Dazu ist zu bemerken, daß die Anordnung der Punktsubstanz oder des Markes der Gliederung der Ganglien entspricht. Danach hat *Helix* jederseits ein von Nervenzellen umgebenes Marklager, *Limnaea* aber zwei. Für Oncidium (XV, 5) verzeichnet Stantschinsky einen unpaaren Nerven, der aus der Buccalcommissur kommt, für die Radulapapille, sowie paarige für den Pharynx und den Ösophagus.

Besonders sorgfältig ist wieder die Beschreibung von Lacaze-Duthiers für *Testacella*, wo die starke Ausbildung des Pharynx entsprechende Modifikation verlangt, namentlich für die muskulösen Stützbalken der Radula, der ein reiches Nervennetz erhält. Die Nerven sind die folgenden:

α) Für die Radulascheide jederseits ein Nerv aus der Buccalcommissur zwischen den Ganglien.

β) Für die Stützbalken und die tiefere Muskulatur des Pharynx entspringt jederseits ein Nerv hinter dem Buccalconnectiv,

γ) und δ) Unmittelbar vor dem Buccalconnectiv, der erstere sogar aus ihm selbst (s. o.), kommen zwei Nerven für die seitlichen und oberen Teile des Pharynx.

ε) Vorn entspringt der starke Darmnerv, unterstützt von

ζ) dem sekundären Darmnerven, der am weitesten vorn und medial herantritt.

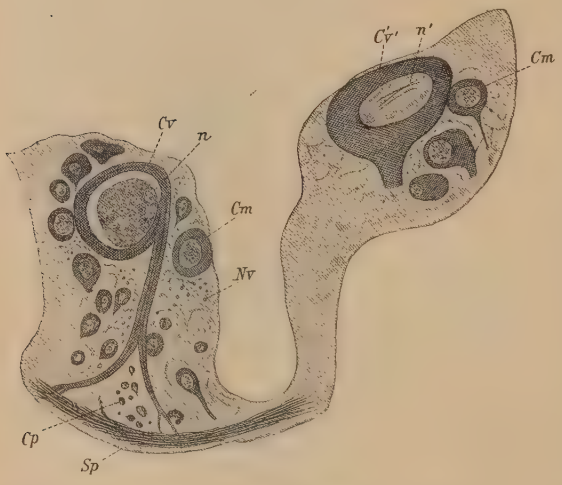
Die Darmnerven bilden am Darm ein dichtes Geflecht, dem keine Ganglien eingelagert sind.

c. Histologischer Bau des Schlundrings.

Von den verwickelten Verhältnissen der Ganglienzellenanordnung und der Faserzüge im Schlundring haben wir namentlich durch Böhmig und Nabias Aufschlüsse erhalten, dazu hat Pelseneer mehr vereinzelte Angaben gemacht. Am tiefgreifendsten sind seine Angaben betreffs der Basommatophoren, welche einen vollkommenen Gegensatz zu den Stylommatophoren bedingen (s. u.). Die letzte Durcharbeitung der Histologie steht für die Pulmonaten noch aus, namentlich ist die Frage nach der Gruppierung der Neurofibrillen innerhalb der Ganglienzelle, sowie nach

dem Verhältnis zwischen bindegewebiger Neuroglia und Ganglienzelle, bzw. das nutritive Eindringen der ersteren in das Cytoplasma der letzteren mehr an den großen Zellen der Opisthobranchien studiert worden. Über die großen Ganglienzellen der Visceralganglien von *Helix* verdanken wir nur Smidt einige Angaben, wonach in der Tat von der Gliazelle ein System feiner Röhren in das Cytoplasma der Ganglienzellen eindringen würde, ohne daß ihr Verhältnis zu den Neurofibrillen in ihr genügend geklärt wäre (s. u.). Es ist eben ein weiter Weg von der allgemeinen Charakterisierung der Ganglienzellen, wie sie die älteren Beobachter, Walter*), Buchholz, in vorderer Reihe Solbrig, dann Böhmig u. a. vornahmen, bis zur Aufhellung von Leydigs Punktsubstanz und verwandten Fragen.

Fig. 89.



Schnitt durch die Visceralganglien von *Helix aspersa*. *Cm* Mittlere, *Cp* kleine, *Cv* riesige Ganglienzelle. *n* Kern. *n'* Chromosomstäbchen. *Nv* Neuroglia, welche kleine Zellen einschließt. *Sp* Punktsubstanz. Nach Nabias.

Die verschiedene Größe der Ganglienzellen fällt sofort in die Augen, namentlich sind die unteren Schlundganglien, sowohl die pedalen wie die visceralen reich daran; Bemerkungen darüber finden sich in den meisten neueren Beschreibungen der verschiedenen Schlundringe.

1. Allgemeine Histologie.

Nabias unterscheidet zwei Sorten von Nervenzellen (909):

α) die gewöhnlichen Ganglienzellen; sie finden sich in den unteren Schlundganglien, sowie in den hinteren Teilen der oberen. Hier bilden sie die Rinde, indem ihre Fortsätze in das innere Mark oder die Punktsubstanz hineinstrahlen. Sie nehmen von außen nach innen an Größe ab. Während die mittleren und kleinen alle Übergänge zeigen, besteht zwischen den größten und den mittleren eine Lücke, daher jene als wahre Riesenzellen gelten können.

Wenn von solchen Ganglienzellen die Fibrillenkörbchen im Cytoplasma noch nicht nachgewiesen wurden, so gelang es Smidt, an ihrer Stelle Züge feinster Körnchen, Neurosome Held, zu demonstrieren.

*) G. Walter, Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Tiere. Bonn 1863.

β) Kleine, runde (chromatische) Zellen mit kaum sichtbarem Protoplasma um den Kern. Sie finden sich in der vorderen Abteilung der Cerebralganglien oder dem Protocerebron (s. u.). Hier bilden sie einen dichten Haufen im Zusammenhange mit einer äußerst feinen Mark- oder Punktsubstanz, die, wie Böhmig schon zeigte, auffallenderweise zur Seite und an die Oberfläche gedrängt ist und mit dem Neurilem in unmittelbarer Berührung steht. Diese Zellen sind die gleichen, wie wir sie oben in den Ganglien der drei Fühlerpaare, einschl. der Lippensegel, kennen lernten. Das heißt aber wohl nichts anderes, als daß diese Elemente, als Sinneszellen in der Haut, nach innen zu Ganglien zusammentreten und schließlich als neueste Erwerbung auch zu dem Hirn selbst vorrücken, denn ihre Anhäufung in den oberen Schlundganglien entspricht jenen Teilen, die sich durch den Zusammenhang mit der Haut in den Cerebraltuben als letzte Verstärkung des Hirnes kennzeichnen. Allerdings haben wir auch peripherische Ganglien mit Zellen vom Typus α in dem Osphradium der Basommatophoren und der Geruchsleiste von *Parmacella*. Im Procerebron gibt Smidt noch multipolare Neuropilzellen an zur Verbindung der Nervenzellen, ebenso im Tentakelganglion.

Der Fortsatz der echten Ganglienzellen (α) oder Achsencylinder ist nach Nabias stets an seinem Ursprunge am stärksten. Er besteht aus Fibrillen, die parallel verlaufen, dann aber von Strecke zu Strecke abtreten, um immer feinere Seitenäste zu bilden. Die Endverzweigung wird durch isolierte Fibrillen gebildet. Anastomosen gibt es nicht. Jede Zelle stellt mit ihren sämtlichen Fibrillen ein isoliertes Gebilde dar, alles in Übereinstimmung mit den oben an den Nerven beschriebenen Tatsachen. Da alle Fibrillen einander gleich sind, kann man ihnen keine verschiedene physiologische Bedeutung zuschreiben.

Die Kerne der Ganglienzellen sind relativ sehr groß. Die von Böhmig und Solbrig (1143) beschriebenen Nucleoli sind in Wahrheit Stäbchen, fast von der Länge des Kerns, Reste einer früheren Kinese, zum Bestand der Chromosomen gehörig (Textfig. 89 *n'*).

Die Ganglienzellen haben keine Zellmembran. Sie werden umhüllt von der Neuroglia, die sich auf den Fortsatz erstreckt und zwischen den sich auflösenden Fibrillen gefunden wird, ohne eigentliche Röhren zu erzeugen. Sie bildet ein helles Gewebe mit ovalen Kernen, die auf Zelle und Fortsatz Eindrücke erzeugen. Mit dem äußeren Neurilem geht sie keine Verbindung ein. Näheres s. u.

Die Größe der Ganglienzellen ist unabhängig von der Größe des Bezirks, der durch die einzelne Zelle innerviert wird. Die zahlreichen Fibrillen eines dicken Fortsatzes verteilen sich auf verschiedene Gegenden, ohne im einzelnen länger zu sein, als die einer mittleren oder kleinen Zelle. So sind die Zellen in den Pedalganglien kleiner, als in den visceralen, obgleich sie teilweise sehr entfernte Gegenden des Körpers versorgen.

Je größer eine Ganglienzelle ist, desto vielseitiger scheinen die Reize zu sein, zu deren Aufnahme und Übertragung sie befähigt ist, je kleiner, um so beschränkter, womit durch Arbeitsteilung eine höhere Leistung erzielt wird; während die größten Zellen, wie erwähnt, in den unteren Schlundganglien liegen, sind die kleinsten die für die spezifischen Sinnesperzeptionen.

Fig. 90.

Oben: Schnitt durch das obere Schlundganglion von *Arion empiricorum*. Unten: Schnitt durch die Statocyste, stärker vergr. *ccp* Cerebropedalconnectiv. *ccv* Cerebrovisceralconnectiv. *cg* Kleine chromatische Zellen des Procerebrums. *fa* Vorderes, *fg* Hinteres Bündel der Ommatophorennerven. *not* Acusticus, *ty* dessen Wurzel im Hirn. Nach Nabias.

Die Anordnung der Ganglienzellen ist in der rechten und linken Hälfte absolut symmetrisch, ja man kann die einzelnen Zellen gleichmäßig bei den vier untersuchten Gattungen *Helix*, *Zonites*, *Arion* und *Limax* wiederfinden. Die scheinbare Asymmetrie des Hirns beruht nur auf dem Verhalten des Penisnerven (s. u.).

Die Ganglienzellenfortsätze laufen durchweg unmittelbar in die Nerven aus, ohne vorher sich in die Punktsubstanz aufzulösen. Das so oft behauptete Gegenteil beruht auf dem Verlaufe der Nerven in den Ganglien beim Ein- oder Durchtritt, sie beschreiben hier starke Biegungen und Schlingen.

Für das Studium der Endigungen zentripetaler Fasern im Hirn eignet sich der Ommatophorennerv nicht, denn derselbe hat sein Centrum vielmehr im distalen Ganglion des Fühlerknopfes, von dem aus der Nerv nach dem Hirn verläuft, um sich hier zu gabeln, also in umgekehrter Richtung wie ein gewöhnlicher Nerv. Beim N. acusticus aber ließ sich nachweisen, daß seine Fasern im Hirn unter Y-förmiger Spaltung enden. Die feinen Spitzen liegen in der Punktsubstauz ohne Anastomose mit den Nachbarn. Die bipolare Ganglienzelle hat ihren Sitz in der Statocyste. In ihrer Wand zeichnet Nabias weit mehr terminale Sinneszellen, als nach der üblichen Darstellung des Organs (s. o.) zu erwarten wären. Leider gibt er weiter kein vollständiges Bild. Die baumförmige Verästelung der Sinneszellen im Fühlerknopf s. o. S. 263, Textfig. 63) entspricht dieser Schilderung.

Die Punktsubstanz besteht in Wahrheit aus einer Neurogliagrundlage, in der sich Fasern verschiedentlich kreuzen. Sie wird sehr ungleich-

mäßig in den unteren Schlundganglien, da es sich hier um Zellfortsätze von sehr verschiedener Stärke, um deren schwächste Äste, soweit solche schon innerhalb des Ganglions abgegeben werden, und um feine Endfasern handelt. In den Markmassen des Protocerebrons, ebenso in den peripherischen, distalen Ganglien ist die Struktur um so gleichmäßiger, denn in einer zarteren Neuroglia gibt es nur die Fortsätze der chromatischen Zellen vom zweiten Typus oder dazu noch höchstens die feinsten Endfibrillen gewöhnlicher Ganglienzellen.

Mehr von historischem Interesse sind die Angaben über apolare Ganglienzellen und über die Endigung der einen Nervenfibrille im Kern oder Kernkörperchen. Und doch müssen die ersteren wieder herangezogen werden wegen der Bedeutung, die sie möglicherweise für den Dorsallappen der Basommatophoren haben (s. u.).

Eine andere Eigentümlichkeit, welche von der neueren und neuesten Histologie mehr als Störung der feinsten histologischen Strukturen empfunden und vernachlässigt wird, sind die Anhäufungen von gelbem, gelbrotem oder bräunlichem, körnigem **Pigment** vorwiegend in den größeren Ganglienzellen. Es scheint in sehr verschiedener Intensität entwickelt, am meisten färbt es die gelbroten Ganglien der Basommatophoren mit Ausnahme des Dorsallappens (s. u.), doch fehlt es den Stylommatophoren keineswegs, bei *Zonites* ist es bräunlich. Bei anderen mag die Substanz blasser sein und daher weniger ins Auge fallen. Der Farbstoff scheint durchweg den Nervenzellen selbst anzugehören und der Neuroglia, wenigstens im Inneren der Ganglien, zu fehlen, ebenso scheint er in den größeren Zellen stärker abgelagert als in den kleineren, am wenigsten in den chromatischen, die der ersten Stufe noch epithelialer Nervenzellen entsprechen. Das Pigment häuft sich im Cytoplasma gegen den Austritt der großen Fortsätze, in deren Anfangsstück es mit eindringt, um sich allmählich in der Achse des Fibrillenbündels zu verlieren. Es scheint also mit der Vergrößerung der Ganglienzelle, von der anfänglichen Epithelzelle aus, regelrecht zuzunehmen, vermutlich als ein Excret bei der Tätigkeit der Fibrillen. Doch ist seine Funktion unbekannt. Ob es, wie bei Wirbeltieren, eine Art Zeichen von Altersschwäche bedeutet, das wenigstens erst mit zunehmendem Alter auftritt und sich verstärkt, muß um so mehr in suspenso bleiben, als meines Wissens über Verschiedenheiten bei jungen und alten Pulmonaten keine Beobachtungen vorliegen. Unwahrscheinlich ist es insofern, als nach Buchholz, dem wir die chemische Untersuchung verdanken, keine große Ganglienzelle der Basommatophoren davon frei ist. Allerdings scheint er nur erwachsene untersucht zu haben. Der Farbstoff, der bei Planorbis besonders lebhaft rot ist, fand sich bei derselben Schnecke noch in der Eiweißdrüse, im Winter. Er wird durch starke Schwefelsäure blau gefärbt, nimmt aber nach dem Auswaschen der Säure die ursprüngliche Farbe wieder an. Er ist löslich in starkem Alkohol, Chloroform usw., kurz, er ist den Lipochromen zuzurechnen.

2. Topographische Histologie. (XVI.)

Böhmig unterscheidet in jedem Cerebralganglion von *Helix* drei, von *Limnaea* nur zwei Abteilungen, die durch die Verschiedenheit der Ganglienzellen gekennzeichnet sind, ohne weitere Benennungen.

I. Die Region der unregelmäßigen, an Form und Größe sehr variierenden Zellen mit einem centralen Punktsubstanzlager, aus dem sechs Nerven und vier Commissuren hervorgehen.

II. Die Region der kleinen, runden, plasmaarmen Zellen mit nebengelagertem Punktsubstanzballen, aus dem ein Nerv entspringt, der Ommatophorennerv.

III. Die Region der großen, runden Zellen ohne eigene Punktsubstanz und eigenen Nerv.

Auch Nabias kommt zur Dreiteilung, nur daß er die Wurzeln der Nerven viel weiter verfolgt und in dieser Hinsicht abweichende Ergebnisse erhält. Er bezeichnete die Abschnitte als Proto-, Meso- und Postcerebron, wofür man besser Pro-, Medio- und Postcerebrum sagen sollte, schon aus dem Grunde, daß Protocerebron nicht Vorder-, sondern Urhirn bedeuten würde, da es doch ein späterworbener Teil zu sein scheint, von sprachlichen Rücksichten ganz abgesehen. Die unteren Schlundganglien werden mehr nebensächlich behandelt, hauptsächlich deshalb, weil eine tiefere Gliederung im Innern bisher nicht wahrgenommen wurde.

Das Procerebrum ist das spezifische Sinnescentrum, das Postcerebrum teilt sich in zwei Lappen für die beiden Connective, einen Visceral- und einen Pedallappen. Die Pleuropedalconnective entspringen in den Commissural- oder Pleuralganglien, welche keine Nerven abgeben. Die Pedalganglien sind untereinander durch zwei gleichwertige Commissuren verbunden, als wenn es in Wirklichkeit vier Ganglien wären. Bei *Limax* sind außerdem die dicht aneinander gedrängten Pedalganglien noch oberflächlich gelappt, gewissermaßen segmentiert, wodurch sie an die Gestaltung von *Amalia* (Textfig. 86) erinnern.

1. Das Procerebrum (Protocerebron) umfaßt den Kranz chromatischer Zellen vom zweiten Typus (couronne chromatique), dazu die terminale, die innere und die äußere Markmasse. Es steht in Beziehung zu den vier ersten Nerven, dem Ommatophorennerv, dem Opticus, dem äußeren und dem inneren Circumtentakelnerv. In den späteren Arbeiten über *Limnaea* und *Planorbis* trennt Nabias die beiden Abschnitte, wohl mehr um früheren Auffassungen von Sicard, Lacaze-Duthiers gerecht zu werden; er bezeichnet nur noch die Lage chromatischer Zellen als Procerebron, den Rest aber als Lappen spezieller Sensibilität, womit er zu einer vierfachen Gliederung des Cerebralganglions gelangt. Allerdings kommt er damit in Widerspruch mit seinen ausführlichen Erörterungen an den Stylommatophoren, wie sich sogleich zeigen wird (910 und 911). Bei *Helix* und *Arion* verlaufen die drei ersten Nerven in der vom Zellenkranz und der vorderen

oder terminalen Markmasse gebildeten Furche, so daß sie am Vorderende herauskommen. Bei *Zonites* und *Limax* durchsetzen diese Nerven nicht das ganze Vorderhirn, sondern biegen früher medial ab, so daß ein Stück des terminalen Marks abgetrennt wird und in unmittelbaren Zusammenhang mit dem Zellenkranz kommt. Äußerlich zeigt sich das dadurch, daß die ersten drei Nerven mit dem vierten bei *Limax* und *Zonites* zusammen aus dem Hirn austreten, während sie bei *Helix* und *Arion* von ihm getrennt sind. Das Procerebrum gibt keinem Nerven den Ursprung, es darf nicht als ein Lappen von besonderer Sensibilität aufgefaßt werden, von dem Geruchs-, Gesichts- und Gehörnerv ausgehen würden. Der Geruchs- oder Tentakelnerv ist hauptsächlich aus drei aufsteigenden, zentrifugalen Bündeln zusammengesetzt, welche von den Zellen des Visceral-lappens ausgehen und sich mit der Punktsubstanz im Ganglion des Fühlerknopfs, dem wahren Geruchscentrum, in Beziehung setzen. Die Nerven des Auges und der Statocyste bestehen aus zentripetalen Fasern, deren zugehörige Zellen außerhalb des Hirns liegen. Sie enden im zweiten Hirnteil.

Der Dorsallappen der Basommatophoren.

Für die Zellen dieses Abschnittes leugnet Pelseneer, obgleich er ihn dem Procerebrum homologisiert, die nervöse Natur. Einerseits fehlt dem Lappen das Pigment, das gerade bei dem Basommatophorenschlundring sehr lebhaft ist, andererseits den Zellen die Fortsätze. Zu dem gleichen Schlusse kam schon Böhmig, im Gegensatz zu Walter. Böhmig fand vielkernige Zellen darin, die sich stärker färben als die Ganglienzellen, wie sich denn hierin eine gute Übereinstimmung mit den chromatischen Zellen ausdrückt. Es bleibt stets eine bindegewebige Grenze gegen das eigentliche Cerebralganglion. Pelseneer erörtert die Möglichkeit, ob eine Blutdrüse vorliegen könne. Doch fehlt dazu jede Verbindung mit einem stärkeren Gefäß. Die Entstehung aus embryonalen Nuchalzellen, die sich dem Gehirn anlegen sollen, macht er wahrscheinlich, also ganz im Gegensatz zu den Seitenlappen, die sich durch die Einstülpung der Cerebraltuben vom Epithel her ergänzen und vergrößern Doch dürfte daraus allein kein Einwand gegen die nervöse Natur hergeleitet werden, da auch die unteren Schlundganglien nicht mehr aus dem Epithel direkt hervorgehen. Nabias kommt auch in der genauen Bearbeitung von *Limnaea* und *Planorbis* zu dem Schluß, daß ihr Cerebralganglion ganz nach dem Typus gebaut seien, wie die der Stylommatophoren. Die Zellen des Procerebrons, d. h. des Dorsallappens, sollen bei *Planorbis* besonders klein sein, immer aber mit je einem feinen Fortsatz, und sie sollen auch braunes Pigment enthalten, dessen Ablagerung doch erst mit der Größenzunahme der Nervenzellen sich verstärkt. Hier scheint ein Widerspruch zu Pelseneers noch später gewonnenen Ergebnissen unvermeidlich.

Wenn die Homologie mit dem Procerebron der Stylommatophoren zugegeben wird, das seiner Struktur nach den peripherischen Ganglien der Tentakel entspricht, dann hätte man wohl in den Dorsallappen der Basommatophoren mit einiger Wahrscheinlichkeit einen Hirnteil zu erblicken, der in Rückbildung begriffen und gewissermaßen auf embryonaler Stufe stehen geblieben ist. Von meinem Standpunkte aus liegt es nahe, die Ursache in der Rückwanderung ins Wasser und in dem Wegfall des mit dem Landleben verbundenen schärferen Trainings zu suchen, ohne daß ich indes imstande wäre, die Ansicht im einzelnen histologisch zu begründen. Jedenfalls sind erst genaue histologische Untersuchungen über die feinere Struktur abzuwarten.

2. Das Mediocerebrum (Mesocerebron) hat nach Nabias, der es in den späteren Arbeiten ohne Rücksicht auf die ausführliche frühere als Deutocerebron bezeichnet, folgende Abschnitte:

a) je eine Masse vorn medial gelegener Ganglienzellen, deren Fortsätze convergieren und so das „direkte Pyramidenbündel" bilden, welches sich in den Pedallappen und das Cerebropedalconnectiv begibt,

b) je eine Zellmasse auf der Oberseite des Hirns, deren Fortsätze als „gekreuzte Pyramidenbündel" durch die Cerebralcommissur in das andere Hirnganglion ziehen, und

c) je eine äußere Zellmasse, deren Fasern zum großen Teil in die innere Markmasse des Procerebrums eintreten.

3. Vom Postcerebrum gibt der cerebroviscerale Lappen den Nerven 1, 3, 4, 7 und 8 den Ursprung, d. h. dem Ommatophorennerven, dem äußeren und inneren Circumtentakelnerven, dem mittleren und äußeren Lippennerven. Die Fasern des Ommatophorennerven kreuzen sich mit denen des mittleren Lippennerven in einer knopflochartigen Spalte, hauptsächlich in der äußeren Markmasse des Procerebrums. Senkrecht zu ihnen läuft durch dieselbe Spalte das Commissuralbündel, welches beide Cerebralganglien verbindet. Das aufsteigende Bündel des Ommatophorennerven kreuzt sich außerdem an seinem Ursprunge mit den Fasern des äußeren Lippen- oder Geschmacksnerven, entlang der Verbindungsbrücke zwischen dem Pedal- und Viscerallappen, und taucht dann an der vorderen, äußeren Seite des ersteren hinter dem Nerven des kleinen Fühlers auf. Der Cerebropedallappen umschließt die Ursprungszellen des sechsten oder des inneren Lippennerven, der Buccalcommissur und des Penisnerven. Die Fasern des letzteren stammen selbst aus Zellen, die im Pedalganglion oder entlang dem rechten Cerebropedalconnectiv liegen. Hier ist noch die ursprüngliche Herkunft des Penisnerven aus dem rechten Pedalganglion angedeutet, die wir noch bei einer Raublungenschnecke (s. o.) äußerlich wahrnehmen, ohne jede Beziehung zum oberen Schlundganglion.

Die Buccalcommissur hat zwei Wurzeln von ganz verschiedener Bedeutung. Die vordere Wurzel wird gebildet von den Achsencylindern der

vorderen unteren Zellen des Cerebropedallappens außerhalb von den Zellen, aus denen der innere Lippennerv entspringt. Die hintere Wurzel ist umgekehrt das Ende der Fasern, deren Zellen im Buccalganglion liegen. Sie gabeln sich in der vorderen Region des Mediocerebrons, um sich an der äußeren Markmasse zu verlieren. Wir haben also eine zentrifugale und eine zentripetale Wurzel.

Von besonderem Interesse ist noch die Feinheit der Hirnstruktur bei *Arion* und *Limax* gegenüber *Helix* und *Zonites*. Nabias benutzt sie, um die höhere phylogenetische Stellung der ersteren auch von dieser Seite zu erweisen. Sie beruht im wesentlichen auf der geringeren Größe der chromatischen Zellen und entsprechend feinerer Punktsubstanz. Daß zwischen *Limnaea* und *Planorbis* ein ähnlicher Unterschied besteht, wurde oben erwähnt.

d. Histologisches vom peripherischen Nervensystem.

Daß das nervöse Maschenwerk des Hautmuskelschlauches seine höchste Steigerung in der Sohle erfährt, wurde oben erörtert, ebenso daß es auf die Seitenteile übergreift; aber es fehlt an systematischen Untersuchungen, ob und wo es eine Grenze finde. Wir kennen es weder vom Rücken, noch vom Kopf, noch Mantel. Am Kopf scheint es kaum entwickelt, vielmehr von zentripetalen Sinnesbahnen abgelöst zu sein.

An den inneren Organen haben wir es vom Darm und von den Begattungswerkzeugen kennen gelernt (s. o.). Dazu kommen indes Beschreibungen vom Herzen und von den Gefäßen.

Gefäße.

Nalepa fand in der Wand der Aorta und der größeren Arterien bei *Zonites* ein Nervengeflecht von langgestreckten Maschen. Die Nerven sind sehr zart, Ganglienzellen sind nur sehr spärlich eingelagert.

Herz.

Frühere Untersucher, F. Darwin (Journ. of Anat. and Physiol. X. S. 506), Foster und Dew Smith*), Dogiel**) bemühte sich vergebens, am *Helix*-Herzen Nerven nachzuweisen. Die birnförmigen Zellen an der Grenze von Kammer und Vorhof, welche der letzte für apolare Ganglienzellen hielt, werden von den ersteren für besondere Bindesubstanzzellen erklärt. Nalepa sah die Innervierung der Kammer vom Genitalnerven aus und vermutet, daß der Vorhof von einem Lungennerven aus versorgt wird. Schließlich gelang es, in der Muskulatur des letzteren feine Nerven nachzuweisen, welche ebenso wie bei der Aorta oblonge Maschen bilden. Ganglienzellen sind ebenso spärlich.

*) Foster and Dew Smith, On the Behaviour of the hearts of Mollusks under the Influence of electric currents. Proceed. R. Soc. 1875 und Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

**) Dogiel, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

Ganglien der peripherischen Netze.

An den kleinen Ganglien der Genitalnerven sieht man nach Nalepa, besonders bei *Limax*, am schönsten den Übergang zwischen Nervenzellen und -fibrillen. Im Centrum des Ganglions liegen multipolare, an den Austrittsstellen der Nerven bipolare Zellen. Punktsubstanz fehlt.

Bedeutsam ist der Unterschied zwischen den Ganglien des Darms und denen des Sohlennetzes. Bei beiden haben wir sowohl einzelne Nervenzellen, die sich dem Geflecht anlegen, als Gruppen, die eben die Ganglien bilden. In der Haut bleiben die Zellen, auch in den größeren Ganglien, durchweg klein, während umgekehrt am Darm große Zellen vorherrschen. Hier herrscht wohl derselbe prinzipielle Unterschied, der die Visceralganglien mit ihren Riesenzellen vor den übrigen auszeichnet. Das Nervengeflecht des Penis schließt sich streng dem der Haut an.

Struktur der Nerven.

Während der Nerv ein von Neurilem umschlossenes Bündel darstellt, das sich durch die fortschreitende Abzweigung der Fibrillen mehr und mehr verjüngt, sah Biedermann im Sohlennetz von *Limax* vereinzelt Fibrillen, die, vom Hauptbündel getrennt, im dicken Neurilem jenem parallel verliefen. Ihre Bedeutung blieb unbekannt.

Motorische Nervenenden.

Am schärfsten gelang es wohl Nalepa, am Darm von Stylommatophoren die Innervierung der Muskeln zu verfolgen. Der Nerv teilt sich immer feiner auf, seine Ästchen folgen dem Verlauf der Muskelfasern, bis endlich jede Muskelfaser eine Nervenfibrille erhält, die sich ihr anlegt und auf eine Strecke weit noch verfolgen läßt, bis sie sich in äußerster Feinheit verliert, ohne Endplatten oder dergl. Umgekehrt gibt aber Samassa knopfförmige Endverdickungen an im Tentakelretraktor.

e. Neurilem und Neuroglia.

Es ist zu unterscheiden zwischen den derben Bindegewebsüberzügen der Nerven und Ganglien und dem feineren, komplizierten Bindegewebe, das sich durch die Fibrillenbündel der Nerven und durch die Ganglien teils als Stütz-, teils als Nährgewebe hindurchzieht. Das letztere oder die Glia setzt sich zwar an der äußeren Scheide oder dem Neurilem an, ohne indes einen eigentlichen Übergang zu bilden.

Das Neurilem oder die Scheide besteht aus gewöhnlichem, meist geschichtetem Bindegewebe, es erreicht namentlich am Schlundring der höheren und größeren Stylommatophoren eine Entwicklung, welche oft zur völligen Verdickung und Verwischung der eigentlichen Ganglienglieder führt, namentlich dann, wenn sich Chromatophoren mit schwarzem Pigment, Kalk u. dergl. einlagern. Bei den größeren Pentatänien, mit besonders starker Ausbildung des Columellaris, mischen sich noch dazu reichliche Muskelbündel bei. Namentlich bei *Helix vermiculata* ist jeder Nerv, besonders die pallialen, von einer unförmlichen Muskelscheide umgeben,

Erklärung von Tafel XI.

Pulmonata: Mantel und Schale.

Fig.

1. Optischer Querschnitt durch den wachsenden Schalenrand von *Helix aspersa*. *gl* Secretkugeln auf dem Periostracum *pr*.

2—5. Schnitte durch das Mantelepithel von *Helix aspersa*, welches die untere Kalkschicht liefert:

2. von einer Schnecke, die fünf Monate lang nur mit kalkfreier Nahrung gefüttert war;
3. von einer Schnecke im Winterschlaf;
4. von einer Schnecke in voller Schalenbildung.
   epig Leydigsche Pigmentzellen. *Ep* Epithel. *m* Muskelfasern.
5. Hypertrophisches Epithel von einer Schnecke, die gezwungen wurde, täglich eine Membran abzuscheiden, zur Reparatur eines Schalendefektes. Starke Vergrößerung.

6, 7. Pigmentepithel.

6. Querschnitt durch die Lungendecke von *Helix* (*Tachea*) *nemoralis*, welcher einen Pigmentstreifen trifft, dem ein Schalenband entspricht. *epig* Pigmentzellen. *Ep* Epithel. *pig* Pigmentzone. *v.s* Blutgefäß.
7. Zellen der Pigmentzone von Fig. 6, stärker vergrößert.

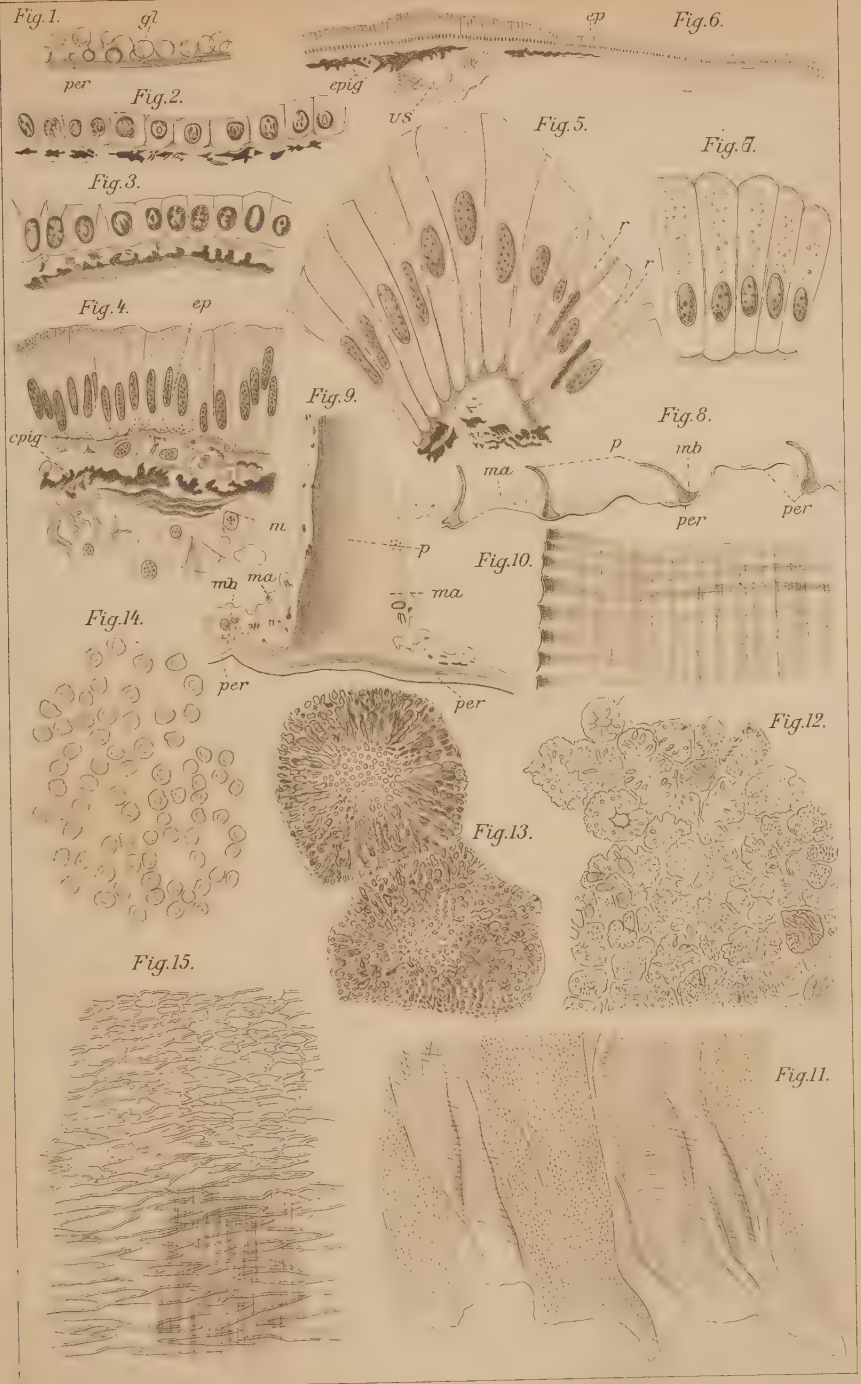
8, 9. Haare von *Helix* (*Fruticicola*) *hispida*.

8. Querschnitt durch das Periostracum.
9. Längsschnitt durch ein Haar.
   ma Fremde Bestandteile, die der Schale agglutiniert sind. *mb* Basalmembran der Haare. *p* Haare. *Per* Periostracum.

10—14. Schalenrand von *Helix pomatia*.

10. Teil eines wachsenden Schalenrandes, mit Karmin gefärbt. Am freien Rande *a* Beginn der Hohlrinnen mit den eingeschlossenen Fasersträngen.
11. Junger, wachsender, noch rein organischer Schalenrand. Anfang von Hohlrinnen mit Körnchenzügen. Dazwischen das längs- und quergerippte Periostracum.
12. Schalenrand eines reifen Embryos. Mosaik von großen Scheibchen aus phosphorsaurem Kalk. Die dunkeln, unregelmäßigen Schollen bestehen aus kohlensaurem Kalk.
13. Zwei Scheibchen des vorigen Präparates, stärker vergrößert.
14. Erster Beginn der Kalkablagerung am wachsenden Schalenrande. Sehr kleine Scheibchen aus Calciumphosphat.
15. Entwickelung der beiden Stalaktitenlagen am Schalenrande von *Limnaea stagnalis*. Die obere Lage reicht bis zum Schalenrande (links), die untere verläuft senkrecht dazu.

Fig. 1—9 nach Moynier de Villepoix. 10—15 nach Biedermann.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XII.

Pulmonata: Sinneswerkzeuge.

Fig.

1. Querschnitt durch die Fühlertasche von *Protancylus adhaerens* Sar. f_1 und f_2 die Falten, welche die Tasche bilden. *gl* das tassenförmige Ganglion.
2. Längsschnitt durch das postpalliale Sinnesorgan von *Limax arborum*.
3. Längsschnitt durch das postpalliale Sinnesorgan von *Limax maximus*. In Fig. 2 und 3: *olf* Sinnesleiste. *sch.g* Schalengang. *s.gr* Sinnesgrube.
4. Schnitt durch die Sinnesleiste von *Arion*.
5. Schnitt durch die Sinnesleiste von *Limax arborum*.
6. Aus einem Schnitt durch das postpalliale Sinnesbläschen von *Janella Schauinslandi* Plate. *bi* und *bi'* verschiedenes Bindegewebe. *mu* Muskulatur. *n* Nerv. *s.ep.* Sinnesepithel (dorsal). *v.ep.* Ventrales Epithel.
7. Schnitt durch das Osphradium von *Testacella fischeriana*. *bi* Bindegewebe. *Ep* Epithel der Lungenhöhle. *ep* Sinnesepithel. *l* Blutlacune. *n* Nerv.
8. Osphradium von *Planorbis*. *g* Ganglion. *or* Trichtereingang.
9. Osphradium von *Limnaea*.
10. Statocyste von *Helix pomatia*. *a* Nucleoli aus der Macula acustica.

Fig. 1 nach P. und F. Sarasin. 2—5 nach Täuber. 6, 7 nach Plate. 8, 9 nach Lacaze-Duthiers. 10 nach Leydig.

Erklärung von Tafel XIII.

Pulmonata: Sinneswerkzeuge.

Fig.

1. *Physa acuta* von der Unterseite, ohne Schale, mit eingezeichnetem Nervensystem. *os* Osphradium. *Pv* Pneumostom. Die Cerebralganglien und ihre Nerven sind schwarz gehalten, die Pedalganglien blaß, die Visceralganglien mit ihren Nerven blau.

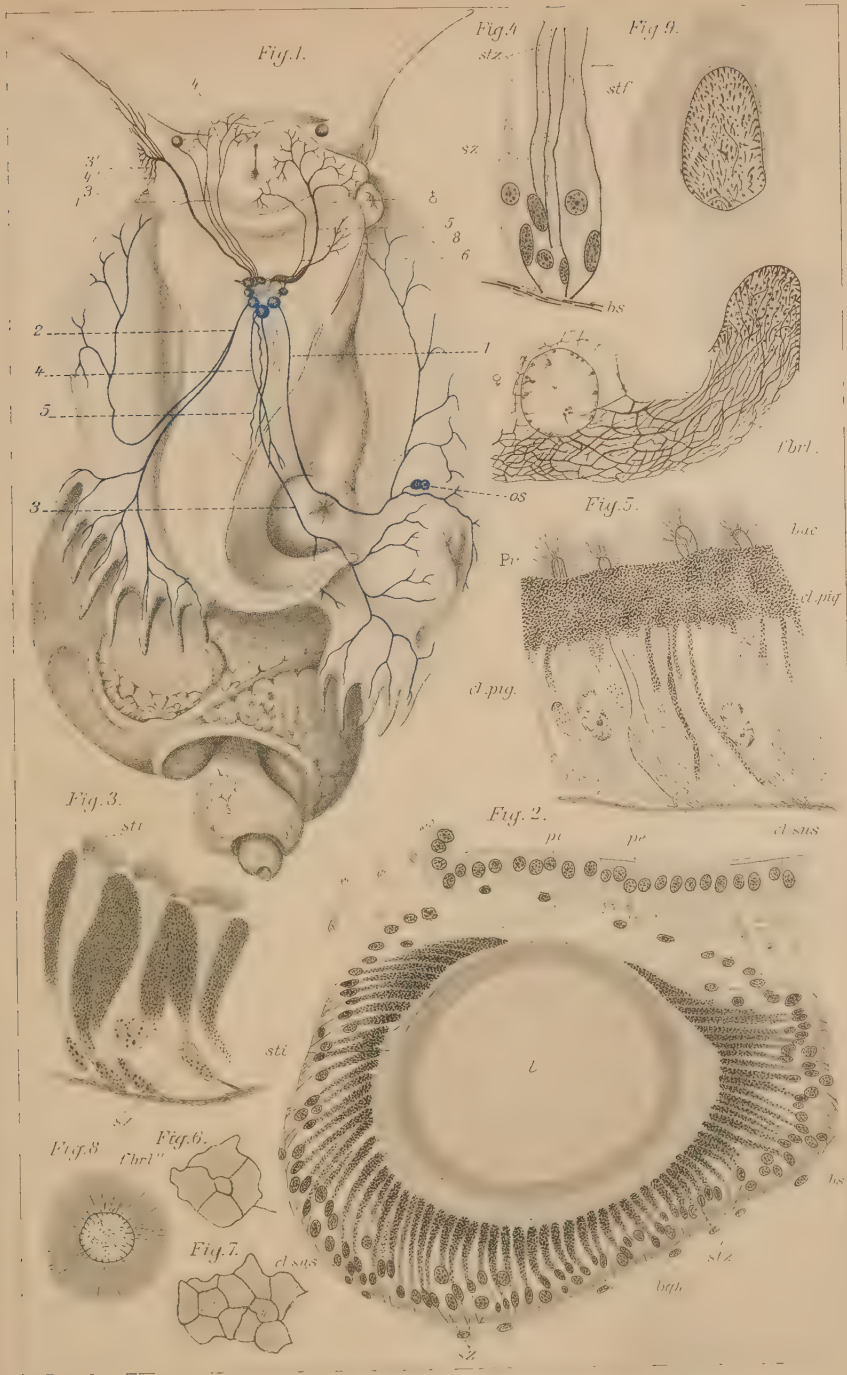
Fig. 2—4. Auge von *Helix pomatia*.

2. Medianschnitt durch das Auge. *bgk* Bindegewebskerne. *bs* Basalschicht. *pe* und *pi* die beiden Zellschichten der Cornea, pellucida externa und interna. *sti* Stiftchensaum. *stz* Pigment- oder Stützzellen. *sz* Sehzellen.
3. Längsschnitt durch die Retina. *sti* Stiftchensaum. *sz* Sehzelle.
4. Aus der entpigmentierten Retina. *stf* Stützfasern. *stz* Pigment- oder Stützzellen. *sz* Sehzellen.
5. Aus einem Retinaschnitt von *Planorbis trivolvis*. *bac* Stäbchen. *cl.pig.* Pigmentzelle. *cl.sns.* Sehzelle.

Fig. 6—9. Aus dem Auge von *Limax maximus*.

6. Querschnitt durch eine Sehzelle, die von vier Pigmentzellen umgeben ist.
7. Querschnitt durch zwei Sehzellen und die umgebenden Pigmentzellen.
8. Querschnitt durch die Stäbchen.
9. Längsschnitt durch eine Sehzelle; man sieht das Fibrillennetz proximal in der Zelle und distal im Stäbchen. Der Schnitt hat die Verbindung beider Netze nicht getroffen.

Fig. 1 nach Lacaze-Duthiers. 2—4 nach Bäcker. 5—9 nach Gr. Smith.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung Leipzig

Erklärung von Tafel XIV.

Pulmonata: Sinneswerkzeuge.

Fig.

1. Längsschnitt durch die Nebenretina von *Limax maximus*. *crn* Cornea. *lns* und *lns'* Linse, unregelmäßig, daher zweimal getroffen. *rtn.acc.* Nebenretina (akzessorische Retina).

Fig. 2—12. Aus dem Mantel von Oncidiiden.

2. Schnitt durch eine Rückenpapille von *Oncidium verruculatum*. Die Epithelzellen *e* zeigen unter der Cuticula *ct* einen Alveolarsaum *as*. *bg* Bindegewebe. *bz* Bindegewebszelle. *d* Kleine Drüsenzelle vom I. Typus. *if* Intercellulargangsfibrille. *ig* Intercellulargang. *iz* Indifferente Bindegewebszelle. *kt* Kittleiste.
3. Schnitt durch einen Papillengipfel von *O. Bütschlii*. *dr* kleine Drüsenzellen vom II. Typus.
4. Längsschnitt durch eine große einzellige Drüse von *O. verruculatum*. *D* Drüsenzelle. *Drk* Deren Kern. *ei* Epitheleinsenkung. *Sk* Secretballen. *Sph* Sphincter um den meist viel längeren Ausführgang.
5. Querschnitt durch den Sphincter der vorigen Figur. *ag* Ausführgang. *smz* Sphincter-muskelzelle.
6. Verzweigte Muskelzelle mit ihrem Epithelansatz. *e* Epithel. *ef* Sehnenfibrillen. *mz* Muskelzelle.
7. Stück einer Muskelfaser. *ef* Stützfibrillen. *mk* Zellkern im Sarcoplasma.
8. Querschnitte durch Muskelzellen. *cn* Contractile Substanz. *ef* Stützfibrille. *mk* Zellkern. *pr* Sarcoplasma.
9. Längsschnitt durch ein Rückenauge. *am* Accommodationsmuskel. *bg* Bindegewebe. *c* Cornea. *cl* Intercellulargang. *ct* Cuticula. *e* Ephithel. *L* Linse. *Lh* Linsenkapsel. *Lk* Linsenzellkern. *m* Retractormuskeln. *N* Nerv. *P* Pigment. *S* Sehzellenschicht. *sz* Sehzellen.
10. Schnitt durch die Pupille und den Accommodator. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 9.
11. Querschnitt durch den blinden Fleck, den Eintritt des Sehnerven. *N* Nerv. *nf* Nervenfibrille. *nh* Nervenhülle. *P* Pigment.
12. Längsschnitt durch die Sehzellen. *bg* Bindegewebe. *L* Linse. *Lh* Linsenkapsel. *Lhk* ein Bindegewebskern der Linsenkapsel. *N* Nerv. *Pi* Pigment. *St* Stäbchen, d. h. äußere Hälfte einer Sehzelle. *St* Stützzelle der Retina.

Fig. 1 nach Gr. Smith. 2—12 nach Stantschinsky.

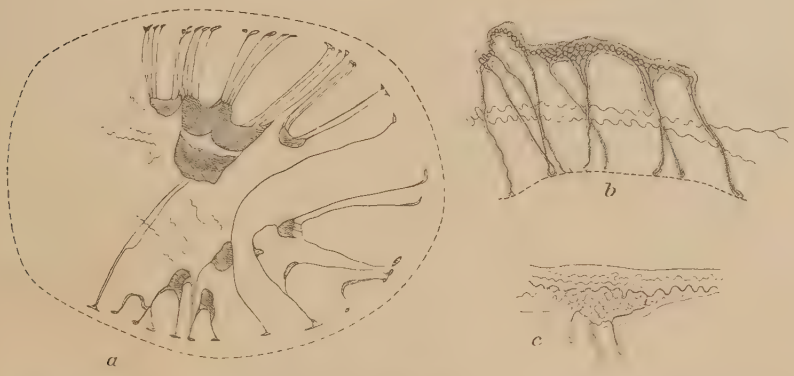
C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

sogar die Buccalconnective stecken in je einem dicken, pyramidalen Muskel, der von unten dem Hirn, bzw. dessen Neurilem ansitzt.

Von den Bindegewebszellen dieses Neurilems heben sich die, welche die Nerven direkt umhüllen oder zu den peripherischen Neurofibrillennetzen in Beziehung treten, als besondere Begleitzellen, wie sie Smidt nennt, heraus. Der Autor rechnet sie bereits zur Glia, ich möchte sie dem Neurilem zuweisen. Diese Zellen sind abgeflacht mit glatten Ausläufern, die wohl untereinander netzförmige Verbindungen eingehen. Im allgemeinen ist die Richtung der Ausläufer senkrecht zu der der Nervenzüge. So umstricken und umschnüren sie die Nerven und Ganglien und geben ihnen festen Halt. Unter der Radula, wo das Neurofibrillennetz der Längsachse des Körpers folgt, ziehen die Ausläufer zwischen den

Fig. 91.



Neuroglia aus den Nerven von *Helix pomatia*. *a* Nervenquerschnitt mit Gliazellen. *b* Teil einer Nervengliazelle. *c* Fibrillennetz in einer solchen. Nach H. Smidt.

verschiedenen Lagen des Netzes in langen Zügen quer herüber, ein typisches Beispiel.

Die Glia oder das intranervöse Bindegewebe ist teils durch seine Anordnung, teils durch seine histologische Struktur scharf vom Neurilem unterschieden; es erhält erhöhte Festigkeit durch eingelagerte Fibrillen, die oft nur durch genaue Analyse von den Nervenfibrillen zu unterscheiden sind.

Über die Glia hat auf Grund der allgemeinen Arbeiten über die Struktur bei den Wirbellosen von Retzius, Apáthy u. a., bei den Stylommatophoren besonders H. Smidt gearbeitet, der die Angaben von Nabias (s. o.) vertieft (1140).

Die Nerven zerfallen, wenn man einen Querschnitt betrachtet, in eine Anzahl von Prismen, die radiär angeordnet sind. Jedes Prisma ist umsponnen von der bindegewebigen Glia, deren Ausläufer sich mit verbreiterten Füßchen an der Neurilemscheide anheften. Die Bindegewebszellen

sind von den oft wellig gebogenen Fibrillen durchsetzt, oft so fein, daß die Füßchen kaum als Anschwellungen hervortreten. Fraglich bleibt, ob die Fibrillen durchweg noch von einem Plasmaüberzug umhüllt sind, was ebenso von den Neurofibrillen zu gelten scheint. Deren Bündel verlaufen nicht nur in den durch die strahligen Scheidewände gebildeten Lücken, sondern auch in der Mitte. Die Scheidewände sind nicht scharf voneinander getrennt, sondern die Zellen greifen bisweilen von der einen auf die andere über. Dabei sind die Zellen sehr in die Länge gestreckt, in der Richtung des Nerven, ja es scheint, daß sie voneinander nicht getrennt sind, sondern ein Syncytium bilden.

Ein solches Syncytium durchsetzt nun auch die Ganglien selbst. Bei Betrachtung eines frischen Cerebralganglions, etwa von *Helix incarnata*, sieht man während des Absterbens ein gleichmäßiges Netzwerk mit runden Ausschnitten, in denen die Nervenzellen liegen. Die feinere Analyse zeigt nach Smidt Zellen, welche sich an die Nervenzellen anlegen und sie mit ihren Ausläufern umspinnen. Dabei bemerkt man im Zellkörper der Hüllzellen Ringe dunkler Körnchen, mit einem helleren Innenraum, der sich auch wieder in jedem Körnchen zeigt. Es sind Haftstellen, von denen aus ein feines nutritives Röhrensystem in das Cytoplasma der Ganglienzellen eindringt; die hellen Flecke sind die Lumina.

Zwischen den feinen chromatischen Nervenzellen des Procerebrons ist oft nicht zu entscheiden, was Glia-, was Nervenzellen sind, wodurch der problematische Charakter dieses Hirnabschnittes nur noch mehr hervortritt.

V. Die Verdauungsorgane.

(XVII—XIX.)

Beim Fressen bildet im allgemeinen der Kiefer den Eingang in die Mundhöhle und den Anfang des Darmkanals. Wo er in der Ruhe ein Stück nach innen liegt, entsteht eine Art Vorhöhle. Im Tode wird sie nicht selten schnauzenartig vorgestreckt und ausgestülpt. Bei manchen Formen, *Boettgerilla* u. a., verengert und verlängert sie sich zu einem Mundrohr. Und wenn beim Wegfall des Kiefers, d. h. bei Raublungenschnecken, das Mundrohr ausgestülpt wird, dann erscheint es rüsselartig, daher denn Sarasins bei *Atopos-Rathouisia* geradezu von einem Rüssel reden. Es bleibt aber wohl noch dahingestellt, ob und inwieweit das Rohr zum Aussaugen des Beutetieres benutzt wird. Das weite Herausschieben der Radula, wie es von *Testacella* abgebildet wird, fällt unter den gleichen Gesichtspunkt. Es ist vielleicht möglich, daß auch im Leben bei Raublungenschnecken ein solches Vorstrecken dazu dient, das Innere einer Gehäuseschnecke auszunutzen. Im ganzen aber hat mancherlei Abbildungen von vorgestreckten Mundwerkzeugen gegenüber Vorsicht zu walten.

Wir haben also im höchsten Falle

die Mundhöhle oder den Vormund vor dem Kiefer,

die Buccalhöhle hinter dem Kiefer, die nicht weiter vom Pharynx, in den die Speicheldrüsen münden, abgesetzt ist, und

den Darm mit der Leber oder Mitteldarmdrüse, für welche der neuerdings, z. B. von R. Hesse, angewendete indifferente Name Darmsäcke vielleicht die passendste Bezeichnung ist.

Wenn der Darm auch niemals die Länge erreicht, wie bei Vorderkiemern, so fehlt es ihm doch nicht an mannigfacher Gliederung in Schlund, Kropf, Magen, der wieder verschiedentlich differenziert sein kann, Dünndarm und Enddarm oder Rectum. Dazu kommen allerlei Anhänge, die indes nur sprungweise auftreten und noch der näheren Bearbeitung und Deutung bedürfen; der Magen kann zweierlei Ausstülpungen tragen, einen geraden Blindsack, der sich vielleicht auf den Krystallstielsack mancher Prosobranchien und Lamellibranchien beziehen läßt, und einen gekrümmten Blindsack, der auf das Spiralcoecum der niederen Prosobranchien und der Cephalopoden zurückgehen dürfte und zu den Lebergängen in Beziehung tritt, wiewohl hierüber die Ansichten noch nicht geklärt sind. Endlich kann an der Grenze von Mittel- und Enddarm noch ein Blinddarm auftreten, der vermutlich eine andere morphologische Bedeutung hat (s. u.) Dazu kommen allerlei Skulpturen im Inneren.

Für die Verdauung sind gerade die Untersuchungen an den Pulmonaten in neuerer Zeit von hervorragender Bedeutung geworden.

a) Die Mundhöhle.

Der Raum vor dem Kiefer ist in den meisten Fällen unbedeutend. Unter Umständen fehlt er ganz, z. B. bei *Siphonaria*, wo die Mundöffnung unmittelbar in den Pharynx führt (Plate). Wo er vorhanden ist, wird er von der Innenseite der Mundlappen und der sie verbindenden, meist glatten oder auch längsgefältelten Haut des Bodens begrenzt. Oben ragen bei den Landformen die Papillen, welche den Bogen des Mundeingangs begrenzen, hinein, nicht selten so, daß ein scharfer Unterschied zwischen denen, die regelrecht außerhalb, und denen, welche in der Ruhe innerhalb liegen, sich in der Pigmentierung ausdrückt, insofern die letzteren blaß bleiben. Bei manchen Formen aber prägt sich eine schärfere Mundhöhle aus; so beschreibt Beutler bei *Paryphanta* eine unregelmäßige sternförmige Spalte, deren senkrechter Durchmesser schräg steht. Er ist nach oben links verschoben, weil der Anfang des Darmkanals, einschließlich des Pharynx, eine entsprechende Drehung erfahren hat. Bei *Boettgerilla* und *Chrysalidomilax* bildet die Mund- oder Vorhöhle einen schmalen, spaltförmigen Raum, der senkrecht orientiert ist. Bei Raublungenschnecken kommt es vor, namentlich bei *Atopos*, daß der Ösophagus nicht dem Pharynx oben aufsitzt, sondern vielmehr der letztere, vorn verengert, eine untere Ausstülpung des Ösophagus darstellt. In diesem

Falle erscheint die Mundhöhle einfach als der vorderste Abschnitt des Schlundrohrs vor dem Pharynx.

Das Sempersche Organ, soweit es vorhanden ist, gehört zur Mundhöhle.

Histologisches.

Der Hauptunterschied von der Haut liegt in der Verstärkung der Cuticula. Sempers Angabe, daß in der Mundhöhle der Pulmonaten noch ein Streifen Flimmerepithel vorkommt, bezweifelt Plate wenigstens für *Daudebardia*, denn die dicke Cuticularauskleidung spricht dagegen. Hier ist Nachprüfung erwünscht. An die äußere Haut erinnern indes noch Drüsenzellen, die vereinzelt angegeben werden. So liegen bei *Oncidiella* nach v. Wissel zahlreiche, eiförmige Drüsenzellen unter dem Cylinderepithel, das sie mit ihren Hälsen durchbrechen. Bei *Testacella* bemerkte Lacaze-Duthiers solche im Mundrohr, die sich stärker mit Tinktionsmitteln färben. Plate findet, daß bei *Oncidium* das kubische Epithel, das unter der glatten Cuticula liegt, sich in Falten legt, und daß die Spitze einer solchen Falte unter Umständen bis an die Oberfläche der Cuticula reicht, wobei die obersten Zellen größer werden und vielleicht sekretorisch werden. Bei geringerer Faltung können auch Zellstränge vom Epithel aus die Cuticula durchbrechen, je nach den Arten wechselnd. Für das Mundrohr von *Oncidium* gibt Stantschinsky starke Ringmuskulatur an. Über die Innervierung s. o.

b) Der Kiefer.

Er bildet die Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx.

Bei manchen Pulmonaten, *Amalia* z. B., zeigt die Decke der Buccal- oder Pharynxhöhle einen mehr oder weniger derben, gelblichen oder bräunlichen Cuticularbelag, der auch ohne Präparation und Mikroskop ins Auge fällt. Auf ihn ist wohl der Kiefer als eine Verdickung am vorderen Rande zurückzuführen. Charakteristisch für den Kiefer der Pulmonaten ist seine mediane Lage. Wo er vorkommt, ist er ein quer herüber gespannter Bogen. Halbiert durch Spaltung in der Mittellinie, erscheint er bloß in der Entwicklung bei ganz jungen *Limax* nach Wiegmann, trotzdem gerade hier nachher die Mitte als besonders starker Zahn vorspringt (Textfig. 92 *A*). Zwei getrennte seitliche Kiefer kommen vielleicht bei *Siphonaria* vor (s. u.). Dagegen kann der Kiefer in eine Menge einzelne Platten zerlegt sein, die entweder durch einfache Aneinanderlagerung den Bogen bilden oder sich dachziegelartig von der Seite her übereinanderschieben. Durch Verschmelzung derartiger Strukturen entsteht der gerippte Kiefer, an welchem die Rippen unten zahnartig vorzuspringen pflegen, nach demselben Prinzipe, wie bei dem erwähnten Limaxkiefer die mediane Verwachsungsstelle nachher den stärksten Vorsprung bildet. Doch fehlt auch der umgekehrte Fall nicht, wonach bei einer eigentlich oxygnathen Form die Mitte nicht den vorspringenden Zahn, sondern eine Einbuchtung bildet, so bei *Zonites ferreus* Morse nach Binney (Textfig. 92 *D*)

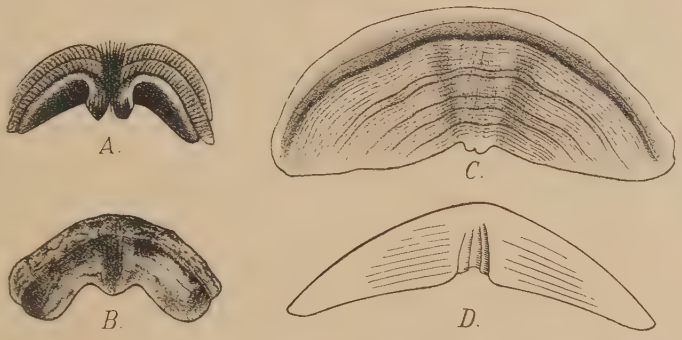
Entsprechend kann die Mitte wechseln bei Formen, wo der Kiefer aus einzelnen Schindeln besteht, die nach der Mediane zu mit den Seiten konvergieren.

In anderen Fällen, wie bei kleinen Pupeen, behält der Kiefer eine vollkommen glatte Oberfläche, so daß erst bei Vergrößerung die Streifung hervortritt. Denn diese, in der Verlängerung der Epithelzellen, von denen die Bildung ausgeht, fehlt wohl niemals.

In vielen Fällen wird die glatte Oberfläche dadurch unterbrochen, daß die Mittellinie vorspringt, indem beide Hälften nicht in einer Ebene liegen, sondern unter stumpfem Winkel nach vorn konvergieren.

Zu der vertikalen Streifung gesellt sich häufig eine gröbere horizontale, die dem unteren Rand oder der Schneide parallel läuft. Sie beruht wohl auf periodischem Wechsel in der Abscheidung des Kiefers,

Fig. 92.



Kiefer von *Zonitiden*. *A Limax maximus* jung. *B Limax flavus*, normal. *C Parmarion dubius*, individuell mit gespaltenem Zahnvorsprung. *D Zonites (Hyalina) ferreus*.
(*A* und *C* nach Wiegmann, *B* nach Taylor, *D* nach Binney.)

ähnlich wie etwa die Rippen des Periostracums der Schale. Sie bringen es manchmal zu Wege, daß ein Bogen in mittlerer Höhe dunkler braun erscheint, als die Schneide selbst. Bisweilen ziehen solche Zuwachsstreifen nicht der Schneide parallel, sondern kreuzen die senkrechte Faserung so, daß sie, untereinander parallel, von der Mitte nach außen zum oberen Rande aufsteigen, wie bei *Helicodiscus lineatus* Morse nach Binney, der jetzt unter den Heliceen steht. Ihre Richtung wird wohl durch das stärkere Wachstum der mittleren Teile und die allmähliche Verbreiterung des Kiefers nach den Seiten bedingt.

Der Umriß des Kiefers wechselt ziemlich stark namentlich durch die Form des oberen Bogens. Während die Schneide entweder eine flach gebogene, glatte oder mit vorspringenden Zähnen besetzte Linie bildet oder aber aus zwei flachen Bogen besteht, die in der Mitte zusammenstoßen, bildet der obere Umfang bald einen stärker gewölbten Bogen, bald weicht er von dieser einfachen Linie ab. Er verflacht sich so, daß er

unter Umständen in der Mitte einsinkt, so daß der Kiefer an den Seiten seine größte Höhe hat, vermutlich unter Einwirkung seitlicher Muskelverstärkung. Bei manchen Basommatophoren, auch bei *Hyalimax*, bezieht sich diese Umformung nur auf die mittlere Partie, so daß sich an den typischen eigentlichen Kiefer noch schmalere Seitenteile anschließen, die weiter nach unten reichen, wodurch der Kiefer dreiteilig erscheint.

Bisweilen bildet umgekehrt der obere Rand einen fortlaufenden Bogen, während die Schneide seitlich Ausladungen zeigt.

Bei den elasmognathen Kiefern schließt sich die Gaumenplatte meist so an, daß sie vorn sich nach unten wendet, um auf die Schneide zu stoßen und diese zu verstärken. Es bleibt dann hinter dem eigentlichen Kiefer eine Vertiefung für Muskelinsertion, und das Gebilde erhält Ähnlichkeit mit dem Cephalopodenkiefer.

Moerch hat die Kieferform zur Einteilung der Stylommatophoren benutzt und folgende Gruppen unterschieden:

Oxygnatha: maxilla laevis, acie simplice,

Aulacognatha: *maxilla sulcata, acie crenulata*, nach Fischer mit glatter Schneide, oft mit Gaumenanhang, der an die Elasmognathen erinnert,

Odontognatha: maxilla costata, acie dentata,

Elasmognatha: maxilla lamina expansa, acie medio producto.

Man hat ferner aufgestellt

Stegognatha, fein gefältelt, wobei sich die Falten dachziegelig übereinanderschieben, in paralleler Stellung oder nach der Mitte konvergierend,

Goniognatha, aus großen, mehr oder weniger isolierten Platten zusammengesetzt, die sich ebenfalls dachziegelartig übereinanderschieben, zu beiden Seiten einer dreieckigen Mittelspitze.

Taylor redet von den Limnaeiden als *Trignatha* und stellt unter den *Monognatha* noch die *Pycnognatha* (*Vallonia*) und *Leiognotha* (*Pupa*) auf, jene mit dicht gestreiftem, diese mit glattem Kiefer.

Dazu noch

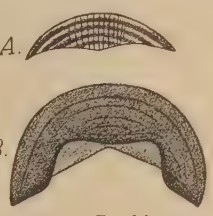
die *Agnatha* oder Raublungenschnecken.

Bei den meisten derselben fehlt der Kiefer in der Tat. Doch fand unter den Testacelliden Pfeffer bei *Daudebardia* noch einen Kieferrest, den Plate bestätigte. Auch hier besteht das schmale, leicht bogenförmig gekrümmte Gebilde aus zwei Chitinplatten, die im spitzen, von Muskeln erfüllten Winkel zu einer glatten Schneide zusammenstoßen. *Daudebardia* oder *Libania Saulzyi* bildet durch die weiche Beschaffenheit des kleinen Kiefers den Übergang zu den agnathen Testacellen. Der Mangel des Kiefers hängt mit der Nahrung zusammen, da die Regenwürmer ganz verschlungen werden, während der Kiefer sie stückweise zerschneiden würde. Bei *Plutonia*, die einen wohlentwickelten oxygnathen Kiefer hat, wird das vermieden durch eine sekundäre zartere Platte, welche sich

hinten an den Kiefer anlegt und nach unten vorspringt. Selenites hat noch einen oxygnathen Kiefer von eigentümlicher Struktur (Textfig. 93).

Wie bei *Daudebardia*, wurde auch bei *Oncidiella* der Kiefer zunächst von Cuvier übersehen, von Binney, Joyeux-Laffuie, Dall, Semper, Plate aber nachgewiesen. Die Abwesenheit erfordert jedesmal eine vorsichtige Untersuchung, weil die Agnathen sich aus den verschiedensten Familien rekrutieren. So wenig als man die Agnathie, die auch unter den Basommatophoren nicht fehlt, in phylogenetischem Sinne verwenden darf, so zurückhaltend muß man sein in der Beurteilung des Kiefers überhaupt. Namentlich kann bei schwächerer Ausbildung etwa der Zusammenschluß einzelner Plattenelemente leicht verschiedene Richtung einschlagen, so daß ein glatter und ein schwach gerippter oder gezähnelter Kiefer sich bei nächst verwandten Formen finden, so gut wie unter den Oxygnathen an die Stelle des mittleren Zahnes ein Ausschnitt treten kann. Für *Physa fontinalis* zeichnet R. Lehmann starke individuelle Schwankungen in den Zähnen und Rippen. Besonders ausgeprägte Typen allerdings, wie der elasmognathe oder der Limnäenkiefer, bei denen sich an die kräftige Mittelpartie schwache Seitenflügel anschließen, bleiben auf bestimmte engere Gruppen beschränkt. Doch fehlt es unter anderen Gruppen nicht an Beispielen, wo sich eine kleine Gaumenplatte an den mittleren Teil der Schneide anschließt. Überhaupt können alle die Formen, bei denen die Muskulatur nicht einfach an die Außenfläche sich ansetzt, sondern in deren Spalt eindringt, in diesem Sinne genommen werden. Sie stellen Übergänge dar, und bei ihnen kann wieder die hintere Platte zu allerlei Unregelmäßigkeiten führen.

Fig. 93.



Kiefer von Raublungenschnecken. *A Selenites* (nach Binney). *B Platonia* (nach Simroth).

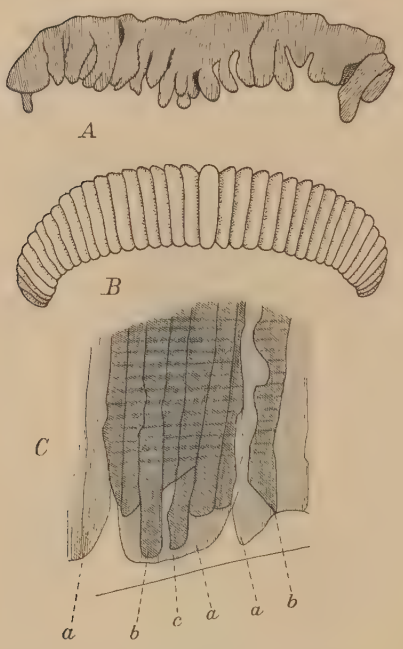
Im einzelnen stellt sich der Kiefer bei den verschiedenen Gruppen etwa so:

Soleoliferen.

Von Soleoliferen ist *Atopos* agnath, ebenso die Oncidiiden mit Ausnahme von *Oncidiella*. *O. celtica* hat nach Joyeux-Laffuie einen fast glatten Kieferbogen, während die Arten, welche v. Wissel untersuchte, eine ganz unregelmäßige Zusammensetzung aus einzelnen, an der Basis verschmolzenen Elementen zeigen (Textfig. 94 *A*), die wohl erst den Anfang der Bildung überhaupt kennzeichnen. Der Mangel des Kiefers steht wohl im Zusammenhang mit der weit nach vorn gerückten Einmündung des Ösophagus in den Pharynx. Chitinleisten, die hinter dieser Mündung in der Wandung des Schlundkopfes beschrieben werden, gehören wohl im allgemeinen zur Cuticularauskleidung des ganzen Raumes, können aber nicht auf einen Kiefer bezogen werden (s. u.). *Vaginula* hat einen aus Platten zusammengesetzten, goniognathen Kieferbogen, dessen einzelne

Glieder bald regelmäßig von der Mitte nach den Seiten zu abnehmen, wie es Robbins und Cockerell von *V. Agassizi* zeichnen, bald im einzelnen sehr unregelmäßig entwickelt sind, nach der Angabe von Strebel und Pfeffer bei *V. mexicana* (Textfig. 94 *B* u. *C*).

Fig. 94.



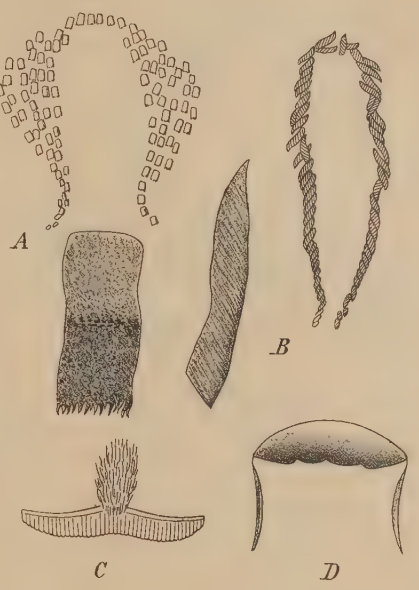
Kiefer von Soleoliferen. *A Oncidiella marginata. B Vaginula Agassizi. C Vaginula mexicana*, mittlerer Teil stärker vergr. *a*, *b*, *c* Rippen verschiedenen Grades *A* nach v. Wissel. *B* nach Robbins und Cockerell. *C* nach Strebel und Pfeffer.

Basommatophoren.

Für die Basommatophoren fehlt die Berücksichtigung des Kiefers z. B. für *Miratesta* und *Protancylus*. Agnath sind *Gadinia* und *Amphibola*. Am einfachsten ist wohl der Kiefer der Ancyliden. Nach Uličny hat *A. fluviatilis* einen Kieferbogen, der den Umfang des Mundes so weit umfaßt, daß nur der unterste Teil freibleibt. Er besteht aus einzelnen oblongen Platten, die durch Zwischenräume voneinander getrennt sind. Oben in der Mitte bilden sie eine Reihe, seitlich häufen sie sich, daß wohl sechs nebeneinanderliegen jederseits, nach unten nehmen sie an Zahl wieder ab (Textfig. 95 *A*). Bei *A. lacustris* wird ein ähnlicher Bogen gebildet, aber nur als eine Reihe länglicher Elemente, die dicht aneinanderschließen (Textfig. 95 *B*). *Gundlachia* schließt sich nahe an *A. fluviatilis* an, nach Hedley und Suter, doch bleiben die Seitenteile schmaler. Wenn also diese in der Zusammensetzung aus einzelnen Platten übereinstimmend erscheinen, so beschreibt doch André einen einheitlichen Bogen, allerdings mit wenig regelmäßigen festeren Elementen bei *Ancylus*. Es scheint, als ob die einzelnen Stücke bereits durch einen zarten Cuticularbogen zusammengehalten würden. *Otina* und *Latia* haben einen unbedeutenden zusammenhängenden Kiefer nur an der Decke. Nach Fischer sind die Otiniden sogar elasmognath. Für *Siphonaria gigas* gibt Haller zwei starke seitliche Kiefer an. Doch fehlt der Nachweis, ob sie nicht durch einen schwächeren Bogen oben verbunden sind, wodurch sie sich an *Ancylus* fluviatilis anschließen würden. Plate fand bei *S. concinna* einen hellbraunen Kiefer. Ähnlich beschreibt ihn Köhler bei anderen Arten als hufeisenförmig. Bei den Auriculiden folgt der Kieferbogen zusammen-

hängend dem Lumen bis auf die Seiten herab, ähnlich bei *Physa*, wo die Schneide mit stärkeren Zähnen in der Mitte hervortritt, so daß er schon als geflügelt erscheint. Noch stärker prägt sich die Mitte aus bei *Planorbis*, *Isidora* (*Pulmobranchia*, *Bulinus*) und *Limnaea*, bei welch letzterer schließlich eine scharf dreiteilige Form herauskommt (Textfig. 95 *D*). Den Anfang dieser Bildung zeigt vielleicht *Chilina*, bei der Plate und Pelseneer den früher vermißten Kiefer auffanden; ein oberer Bogen ist gestreift, er setzt sich seitlich nach unten in zwei durch ihre glatte Struktur unterschiedene Flügel fort. Plate, der die Seitenteile nicht fand, denkt an Reduktion. Für *Physa acuta* lassen Fischer und Crosse den Kiefer aus feinen streifigen Elementen zusammengesetzt sein, aber zugleich chitinige Fasern vom Gaumen zur Verstärkung herbeiziehen, in Anlehnung an die elasmognathe Form.

Fig. 95.



Kiefer von Basommatophoren. *A Ancylus lacustris*, darunter eine einzelne Kieferplatte, stärker vergr. *B Acroloxus (Velletia) lacustris*, daneben eine einzelne Platte, stärker vergr. *C Physa acuta*. *D Limnaea peregra*. (*A* und *B* nach Uličny. *C* nach Fischer. *D* nach Taylor.)

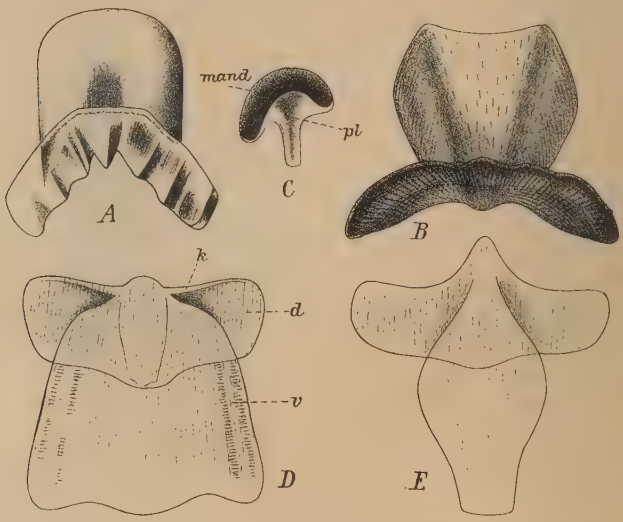
Im allgemeinen geht die Bildung bei den Basommatophoren von einzelnen Platten aus, die in weitem Bogen seitlich bis unten hinabreichen, allmählich aber die mittleren oberen Elemente verstärken; als Nebenlinie könnte man die Vermehrung der ursprünglichen Platten an den Seiten bei *Ancylus* und deren Zusammenschluß bei *Siphonaria gigas* betrachten.

Stylommatophoren.

Die Elasmognathen stehen mit einer gewissen Berechtigung für sich isoliert, wenn auch der Kiefer die Abtrennung am wenigsten scharf zum Ausdruck bringen mag, da ähnliche Formen auch bei anderen vorkommen. Unter ihnen haben die Succineen den typischen elasmognathen Kiefer mit breiter Gaumenplatte und gebogenem, oxygnathem vorderen Stück. In der Regel springt nur ein medianer Zahn vor, bei *Succinea putris* dazu noch seitliche Rippen, die sich ebenfalls zahnartig verlängern. *Neohyalimax* hat ebenso die normale Form, wobei die Gaumenplatte

noch durch zwei Seitenstücke verbreitert ist. Bei *Hyalimax* hat der Kieferbogen jederseits nahe am Ende eine Einfaltung, durch welche kurze Seitenstücke abgegliedert werden, so daß er an den dreiteiligen Kiefer der Limnaeen erinnert. Bei den Janelliden herrscht bei gleichem Grundplan einiger Wechsel. *Aneitea* hat den typischen elasmognathen Kiefer mit breiter Gaumenplatte und verstärktem Mittelzahn nach Glamann, ähnlich *Aneitella* nach Glamann und Plate (Textfig. 96 *D*), wobei indes der Mittelzahn vorhanden sein oder fehlen kann; bei *Janella* mit starkem Mittelzahn verschmälert sich die Gaumenplatte nach hinten, noch mehr

Fig. 96.



Kiefer von Elasmognathen. *A Succinea putris. B Neohyalimax brasiliensis. C Triboniophorus brisbanensis. D Aneitella Berghi. E Janella Schauinslandi. D* und *E* von unten. *A* und *mand* eigentlicher Kiefer. *k* dessen freier Rand. *pl* und *v* Gaumenplatte. (*A* nach Taylor. *B* nach Simroth. *C* nach Pfeffer. *D* und *E* nach Plate.)

nach Pfeiffer bei *Triboniophorus*, wo außerdem an dem unsymmetrischen Bogen jede Spur eines Mittelzahnes ausbleibt (Textfig. 96 *C*). —

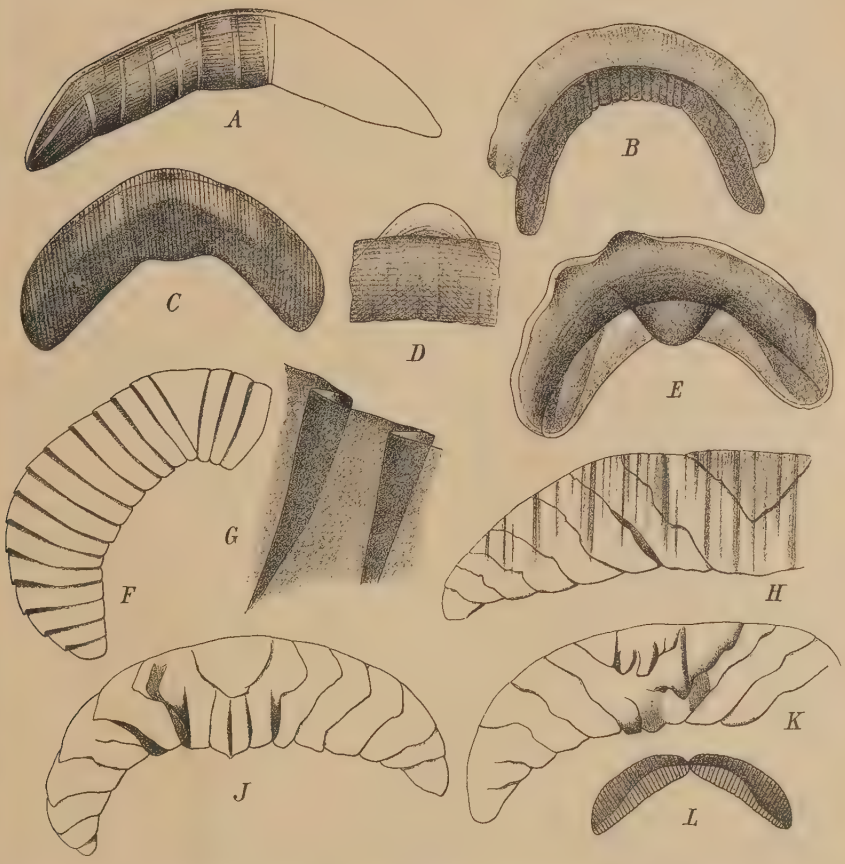
Die Achatinellen haben einen fein gestreiften oder gerippten aulacognathen Kiefer.

Ähnlich ist er bei *Stenogyra*. Bei *Achatina panthera* ist er nach Wiegmann oben und unten gleichmäßig bogenförmig begrenzt, dazu fein senkrecht gestreift. Nach der Darstellung von Cook ist er bei *A. fulica* (Textfig. 97 *A*) weiter differenziert, so daß man sowohl an die odontognathe wie an die oxygnathe Form Anklänge erkennt.

Von der großen Familie der Pupiden greifen wir zunächst *Eucalodium* heraus, wo nach Pfeffers Darstellung auf gleichmäßiger Grundlage sich

verschiedene Richtungen der Bildung anlegen. *Eu. edwardsianum* (Textfig. 97 *C*) zeigt gleichmäßige senkrechte Streifung über die ganze Fläche, bei *Eu. mexicanum* (Textfig. 97 *B*) gruppieren sich nach der Mitte zu die Streifen zu Platten, wiewohl die untere Grenzlinie ein einfacher Bogen bleibt, während

Fig. 97.



Kiefer von *A Achatina fulica. B Eucalodium mexicanum. C Eu. edwardsianum. D Eu. Martensi*, Mitte. *E Coelocentrum arctispirum. F Bulimulus palpaloensis. G* Stück desselben Kiefers, stärker vergr. *H—K Orthalicus princeps. L Peltella palliolum.* (*A* nach Cook. *B—K* nach Strebel und Pfeffer. *L* nach v. Ihering.)

Eu. edwardsianum fast oxygnath wird. *Eu. Martensi* (Textfig. 97 *D*) zeigt in der Mitte eine andere Versteifung, indem über die Platten eine schräge Kreuzstreifung hinwegzieht. Dazu entwickelt sich für stärkere Muskelinsertion ebenfalls über der Mitte eine vorspringende hintere Platte, die bei *Eu. mexicanum* fast um den ganzen Kieferbogen herumgreift, bei *Eu. edwardsianum* aber kaum über den Rand des eigentlichen Kieferbogens hervortritt. *Coelocentrum* (Textfig. 97 *E*) zeigt diese Versteifung der Mitte

noch besser; die Bogen des oberen welligen Randes folgen wohl den einzelnen Muskelbündeln, unten hat sich eine zweite dünnere (auch schärfere?) Schneide angelegt, die bei der Nahrungsaufnahme allein in Betracht kommt. Wie man sieht, will sich ein solcher Kiefer schlecht in das oben aufgestellte Schema schicken. Die kleinen Pupen, Buliminen, Clausilien stellen etwa vereinfachte Formen dar, ganz glatt oder fein gestreift oder gerippt, gelegentlich mit etwas vorspringender Mitte.

Die Cylindrellen und Bulimuliden zeichnen sich durch Stegognathie und Goniognathie aus, wobei die Platten nach der Mitte zu konvergieren. Dabei fehlt es wieder nicht an allerlei Abweichungen. Textfig. 97 *F, G* zeigt die normale Form und das Übereinandergreifen der Platten. Textfig. 97 *H, K* bringt einige von den Variationen allein von *Orthalicus princeps*, senkrechte Streifung, zackige Umrandung der Platten, oxygnathes Hervortreten der Mitte, Unregelmäßigkeiten der Mittelplatte u. dgl. An den kleinen *Bulimulus* von den Galapagos zeichnet Dall lange Gaumenplatten wie bei den Elasmognathen, dazu einen verwachsenen Kieferbogen, der nur in der unteren Hälfte durch senkrechte Einschnitte die ursprüngliche Zusammensetzung aus den Platten andeutet. Bei *Peltella* zerfällt der Kiefer nach Ihering (Textfig. 97 *L*) beinahe in zwei fein gerippte Hälften, indem die Mitte oben und unten einen Ausschnitt erhält. Dazu kommen noch bei *Gonyostomus* rein glatte Kiefer mit und ohne Mittelzahn, aulacognath und oxygnath.

Die Heliciden gelten im allgemeinen als odontognath, so zwar, daß die Rippen auf die Verschmelzung einzelner Platten bei den goniognathen Patuliden oder Endodontiden zurückgehen. Wieder aber erleidet das Schema Ausnahme über Ausnahme. Einen regelrechten stego- oder goniognathen Kiefer hat etwa *Punctum pygmaeum* nach Schacko, wobei die einzelnen Platten am freien Ende einen feinen Zahnbesatz tragen (Textfig. 98 *A*). Schon bei *Flammulina* haben die Arten nach Suter allerlei Besonderheiten. Die einzelnen Platten können viel schmaler werden, sie können in der Mitte oxygnath hervorragen, sie können einer größeren strukturlosen, oxygnathen Platte aufsitzen (Textfig. 98 *B—D*). Bei anderen Endodontiden zeichnet derselbe Autor eine Gaumenplatte dazu. *Trochomorpha* hat nach Pilsbry und Wiegmann einen oxygnathen, fast strukturlosen Kiefer. Bei *Charopa* sind die Platten noch deutlich markiert, doch nicht mehr gegen den vorspringenden Mittelzahn, wo sie verschmelzen. Dann wieder werden die Rippen stärker und treten nicht nur aus der Fläche des Kieferbogens hervor, sondern auch bald über den oberen, bald über den unteren Rand heraus, bald über beide, wo dann die typischen Bilder unseren großen *Helix* herauskommen. Abwechslung entsteht dadurch, daß die Seitenfelder gleichmäßig verschmelzen und die Rippen bloß gegen die Mitte hin sich entwickeln zu besserer Versteifung, dabei kann die Mitte unten ausgeschnitten sein oder umgekehrt zahnartig hervortreten; und wenn die Rippen sich sämtlich ausglätten bis auf eine, dann ist die stärkste

Oxygnathie gegeben. Solche Übergänge s. Textfig. 98 *E—H*. Einen typisch oxygnathen Kiefer hat *Panda atomata* nach Hedley; er verrät seine Entstehung dadurch, daß ein Streifen am oberen Rande entlang noch strahlig abgeteilt ist. *Planispira surrecta* hat nach Wiegmann einen oxygnathen

Fig. 98.

Kiefer von Heliciden s. lat., Philomyciden und Pupiden. *A Punctum pygmaeum*, nebst einer einzelnen Kieferplatte. *B Flammulina (Phacussa) hypopolia* Pfr. *C Fl. chiron* Gray. *D Fl. (Therasia) decidua* Gray. *E Lysinoe exigua* Pfr. *F Pleurodonte (Caprinus) orbiculata* Fis. *G Pl. nuxdenticulata* Fis. *H Polygyra albolabris* Say. *J Panda atomata* Gray. *K Pseudobba Quoyi* Gay. *L Philomycus crosseanus* Str. et Pf. *M Pupa cylindracea* Da Costa. (*A* nach Schacko. *B—D* nach Suter. *E* nach Fischer. *F* nach Pilsbry. *G* und *H* nach Binney. *J* nach Hedley. *K* nach Wiegmann. *L* nach Strebel und Pfeffer. *M* nach Taylor.)

Kiefer mit einem oder zwei Mittelzähnen, dazu mit einer Gaumenplatte, und nach demselben haben wir in *Pseudobba Quoyi* Desh. eine Form mit typisch geripptem Kieferbogen und Gaumenplatte, also eine Kombination von Odontognathie und Elasmognathie (Textfig. 98 *K*).

Die Arioniden, die vielfach an die Heliciden angegliedert werden wechseln abermals stark genug. Die europäischen Formen, in erster Linie *Arion*, sind ausgeprägt odontognath, die afrikanische *Oopelta* typisch

oxygnath. Einen japanischen *Philomycus* finde ich schwach oxygnath, ebenso werden die nordamerikanischen geschildert, während Pfeffer dem mexikanischen *Ph. crosseanus* einen Kiefer zuschreibt, der aus zwei konzentrischen Bogen besteht (Textfig. 98 *L*). Der schwächere innere Bogen, der die Schneide bildet, ist in parallelen Schräglinien fein gezähnt; die Linien kreuzen sich in der Mitte, die dadurch verstärkt wird; dazu ist derselbe Innenbogen noch fein senkrecht gestreift.

Als schwach odontognath könnte man den weichen, halb rudimentären oder auf unvollkommener Stufe verbliebenen Kiefer von *Ostracolethe* bezeichnen.

Der Rest, der die Limaciden, Vitrinen, Zonitiden, die Naniniden, die Parmariongruppe, die Urocycliden u. a. umfaßt, ist fast immer ausgesprochen oxygnath, wobei der mittlere Zahn allerdings sehr stumpf werden mag. So führt Wiegmann von *Xesta talmahérica* zwei Exemplare vor, von denen das eine den Zahn hat, das andere ihn völlig entbehrt und aulacognath ist; beide zeigen dazu eine Gaumenplatte, die sie zu den Elasmognathen verweist. Noch mag nach demselben *Parmarion dubius* genannt sein, der typisch oxygnath ist; ein Kiefer aber zeigt individuell noch die doppelte Zahnspitze (Textfig. 92 *C*), die derselbe Autor bei jungen *Limax* nachwies (s. o.). Von *Helicarion* stellt Semper zwei Gruppen zusammen, die eine hat einen oxygnathen, die andere einen glatten Kiefer.

Übersicht.

Dem Kiefer der Pulmonaten hat man, da er ein bequem zu präparierendes Stück ist, weit mehr taxonomischen Wert beigelegt, als dem gleichnamigen Organ der Prosobranchien, vermutlich aber mit Überschätzung,

Man gewinnt wohl den Eindruck, als ob die Kieferschemata, die man zu klassifikatorischen Zwecken aufgestellt hat, sich nur da bewähren, wo sie entstanden sind, auf europäischem Boden nämlich. Je weiter man sich von unserem Erdteil entfernt, desto mehr verschwimmen die Grenzen, die reinen Formen verlieren sich, es treten allerlei Kombinationen und Übergänge auf, die man kaum fehl gehen wird, als altertümliche Stufen zu bezeichnen.

Die Form und Skulptur des Kiefers werden wohl bedingt durch den Umfang des Mundes, Wachstumsverhältnisse und mechanische Momente, die sich wieder in zwei zerlegen, Muskelzug und Druck von seiten der Nahrung. Die Gestalt des Mundes bedingt den Bogen, senkrechte Streifung erklärt sich aus der Bildung, insofern die Chitinisierung von längsgestreiften Epithelzellen ausgeht, welche einzelne Stäbchen absondern, bogenförmige Querlinien, parallel zu den Rändern, haben wohl in periodisch stärkerem Wachstum ihren Grund, die Zerlegung in einzelne Platten hängt vermutlich mit der Ordnung der Muskelansätze zusammen, so gut wie manche Ränder, die namentlich am oberen Bogen sich den Muskeln darbieten. Die schräge Richtung der Platten, wie bei *Bulimulus* etwa, ist

wohl eine Folge des Druckes, den die Nahrung namentlich auf die Mitte ausübt, ebenso die Richtung der schrägen Streifen, die von rechts und links der Mitte zustreben.

Der Gaumenkiefer der Oncidiiden.

Wie oben erwähnt, kommen bei Oncidien als Verdickungen der Cuticula, welche den Pharynx auskleidet, kieferähnliche Bildungen vor hinter der Einmündung des Ösophagus. Bergh hat sie als Gaumenplatten beschrieben, Plate findet, daß es sich gelegentlich außerdem um vier verdickte Streifen oder Leisten handelt. Seine Annahme, daß ein solcher postösophagealer Kiefer wie ein echter Kiefer zum Abschneiden des Bissens dient, stößt wohl auf die Schwierigkeit, daß dann der Bissen hinter den Schlundeingang zu liegen käme. Sollte die Aufgabe nicht vielmehr darin bestehen, der von der Radula hereingezogenen Nahrung den Eintritt in den hinteren Teil des Pharynx zu wehren und sie in den Ösophagus zu leiten? Ein besonderer Muskel scheint dafür vorhanden zu sein (s. u.).

c) Der Schlundkopf oder Pharynx.

Der Pulmonatenpharynx ist im allgemeinen übereinstimmend gebaut, soweit nicht Übergänge zur Carnivorie sekundäre Umbildungen veranlaßten. Sie bedürfen besonderer Berücksichtigung (s. u.).

1. Der normale Pharynx

hat etwa die Form einer Birne oder Spitzkugel, deren abgeplattetes Ende hinten liegt. Hier treten seitlich die Hinterbacken hervor, muskulöse Anschwellungen, welche die nach unten umgebogene Radulascheide zwischen sich nehmen. Die verbreiterte Radula läuft im Innern vorn über den „knorpeligen“ Stützbalken hinweg, dessen Struktur besondere Beachtung erheischt. Seine Gestalt ist löffelartig. Oben neben dem Ösophagus münden die Gänge der Speicheldrüsen ein, die wiederum von sekundären Drüsenmassen umgeben sein können. Weitere Drüsen kommen nicht in Frage, so wenig als gesonderte Geschmacksorgane bekannt geworden sind.

Unterschiede beruhen zunächst auf der Größe der Radulascheide, die sie verschieden stark hervortreten läßt; unter den Basommatophoren verlängert sie sich bei *Amphibola*, *Ancylus fluviatilis* und *Siphonaria*, so daß sie aber höchstens die Länge des Pharynx selbst erreicht, weit stärker bei den Urocoptiden (s. u.). Sodann kommt die Größe in Betracht, so haben *Latia* und *Gadinia* einen vergrößerten Pharynx. Namentlich aber ist

2. der Schlundkopf der Agnathen

vielfach umgebildet; im einfachsten Falle erhält er die normale Form, nimmt aber an Umfang zu. Die Veränderung geht fast stets mit einer Umwandlung der äußeren Muskulatur Hand in Hand, wenigstens wo genauer untersucht ist. Die gewaltigste Vergrößerung hat vielleicht *Trigonochlamys*, wo der Pharynx wohl die Hälfte der Leibeshöhle ausfüllen

mag, dabei ohne weitere Veränderung der Form und dadurch um so robuster. Wenn er bei *Daudebardia* die gleiche relative Länge erreicht, so vollzieht sich das doch auf Kosten einseitiger Ausdehnung der hinteren Hälfte, der Ösophagus mündet nicht mehr hinten, sondern genau in der Mitte ein; damit rückt die Radulapapille gerade an das Hinterende und mehr nach oben, als daß sie sich nach unten umschlägt; die Form des Schlundkopfes wird nahezu zylindrisch. Noch stärker wird die Verlängerung nach hinten bei *Testacella*, so zwar, daß die Radulascheide von der Pharynxwand ganz umschlossen wird und bei manchen Arten selbst vom Hinterrande wegrückt weiter ins Innere hinein, so daß dann der Schlußteil des Pharynx zu einem leeren muskulösen Blindsack wird, wobei vielleicht die Frage gerechtfertigt ist, ob diese von Plate beschriebene Verlagerung dauernd oder nur von zufälligen Zuständen bedingt ist.

Während die Verlängerung des Pharynx bei den Testacellen sich mit einer Drehung von rechts oben nach links unten verbindet, hat *Selenochlamys* einen äußerlich ähnlichen, aber ganz symmetrischen Pharynx, da er auf dem Boden der Leibeshöhle bleibt und von den Genitalien usw. nicht in seiner Lage beeinträchtigt wird. Die Radulascheide tritt in der Mittellinie noch deutlich hervor (S. 171 Textfig. 50 *G*).

Bei *Testacella* geht entweder die Buccalhöhle ohne Unterbrechung in die Mundhöhle über, oder es wird — bei anderen Arten —, durch eine muskulöse Verdickung an der Ventralseite ein deutlicher Absatz gebildet. Bei *Atopos* verjüngt sich der Pharynx nach vorn zu einem Rohr von der Form und Weite des Ösophagus, mit dem er sich verbindet, um ein ebenso gestaltetes Mundrohr zu bilden, das nur durch seine Richtung in der Verlängerung des Pharynx die ursprünglichen Verhältnisse noch andeutet. Hier ist der Ösophagus am weitesten nach vorn verschoben.

Die weiteren Einzelheiten erklären sich am besten aus der Muskulatur.

3. Die histologische Zusammensetzung des Pharynx.

Der Pharynx besteht aus dem Epithel mit der Cuticula, zu der die Radula gehört, aus Bindegewebe und aus Muskeln.

Mit dieser Feststellung wird die namentlich früher verbreitete Annahme, als wäre der Zungenbalken auch der Pulmonaten aus Knorpelgewebe aufgebaut, als „Stützknorpel“ zurückgewiesen. Rein bindegewebiger Natur ist lediglich die Verdickung der Decke, die sich als Pfropf von oben her in die hintere Hälfte der rinnenförmigen Radula hineinlegt.

4. Die Muskeln des Pharynx.

Wiewohl einzelne von den äußeren Muskeln bei der einen Form unmittelbar einer Gruppe von inneren bei einer anderen zu entsprechen scheinen, ist es doch angezeigt, die beiden Kategorien auseinanderzuhalten.

α) Die äußeren Muskeln.

Bei Basommatophoren treten einzelne Muskeln seltener heraus. Pelseneer beschreibt bei *Amphibola* einen kräftigen Protractor pharyngis,

der vorn zur Haut zieht, bei *Gadinia* zwei lange Retraktoren, die bis zur Schale hinaufreichen. Letztere hat nach Plate drei Retraktoren, zwei seitliche, die neben dem Ösophagus anfassen, und einen ventralen. Sie vereinigen sich hinten mit dem hufeisenförmigen Adduktor.

Chilina hat nach Plate zahlreiche ventrale Retraktoren, die nach vorn zur Haut, und drei Retraktoren, zwei seitliche und einen ventralen, die zur Fußfläche ziehen.

Bei den Stylommatophoren fassen zunächst die beiden zum Spindelmuskel gehörigen Retraktoren seitlich unten vor dem Hinterbacken an. Bei manchen, wie *Amphidromus*, verschmelzen sie unmittelbar hinter dem Pharynx zu einem Platysma, das nun, wieder in drei Haupt- und feinere sekundäre Bündel gespalten, an gleicher Stelle im ganzen unteren Umfange sich inseriert. Bei *Natalina* wird nach M. Woodward eine dicke einheitliche Muskelmasse daraus, welche das ganze Hinterende des Schlundkopfes umhüllt. Bei Nacktschnecken können diese Muskeln ganz schwinden. Die Janelliden lassen nur vereinzelt noch schwache Bündel nach der Schalengegend aufsteigen, bei manchen fehlen sie völlig, je nach den Gattungen. Bei *Selenochlamys* und *Testacella* sind diese Retraktoren nicht mehr zu unterscheiden; bei manchen Raubschnecken, wie *Trigonochlamys*, erscheinen sie gegenüber dem Umfange des Pharynx von untergeordneter Bedeutung.

Die Soleoliferen zeigen nichts davon.

Von den Oncidiiden haben Plate und Stantschinsky die übrigen Muskeln genau geschildert, daher sie als Typus gelten mögen (XVII 1). Es sind jederseits fünf Protraktoren und zwei Retraktoren, nämlich jederseits

1 Protractor dorsalis lateralis, von dem Beginn des Ösophagus über das Mundrohr weg zum Umfange des Mundes,

2 oder mehrere Protractores ventrales posteriores, von den Hinterbacken nach vorn laufend,

1 Protractor dorsalis anterior, von der Dorsalseite des Mundrohres zur Mundgegend,

1 kurzer Protractor ventralis anterior, entsprechend von der Ventralseite des Mundrohres, kürzer wie der vorige,

2 Protractores laterales von der Seite des Mundrohres zum Mundumfang; sie werden nur von Stantschinsky angegeben. Dazu

1 Retractor dorsalis von der Übergangsstelle des Mundrohrs in den Pharynx zum Nacken,

1 Retraktor lateralis vom Beginn des Ösophagus zwischen den vorderen und hinteren ventralen Protraktoren nach Stantschinsky zum Mundrand, nach Plate zur Fußfläche. Die letztere Angabe macht allein ihre Wirkung als Retraktoren verständlich, während sie nach Stantschinskys Beschreibung als Protraktoren gelten müßten. Und so scheint es überhaupt, daß einzelne von den Muskeln verschiedenen Effekt haben, je nach der Stellung, die gerade der Schlundkopf einnimmt. Die

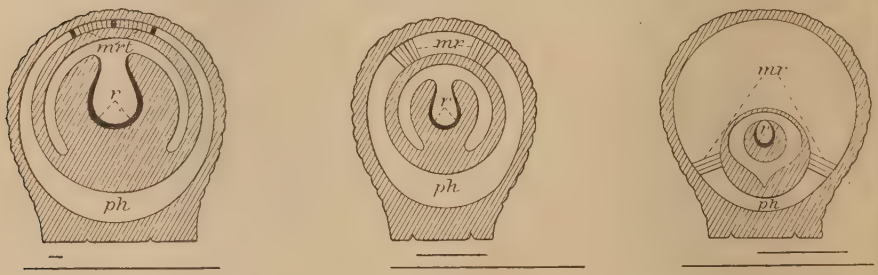
Muskeln werden vielfach zusammenwirken, um namentlich den Pharynx beim Fressen zu fixieren; denn die *Radula* wird durch die innere Muskulatur des Schlundkopfes bewegt (s. u.). Das gegenseitige Stärkeverhältnis wird verschieden angegeben, so gut wie einzelne der Zahl nach bei verschiedenen Arten desselben Genus schwanken können. Kurzum, hier herrscht noch wenig Bestimmtheit.

Am konstantesten sind jedenfalls die langen ventralen hinteren Protraktoren, die wohl selten fehlen, oft dagegen zu breiten Bändern entwickelt sind.

Die äußeren Muskeln, die bei Agnathen noch hinzukommen, sind im wesentlichen die folgenden:

Bei *Testacella* entspringen auf der hinteren Hälfte des Schlundkopfs von der dorsalen Mittellinie dicht nebeneinander zwei Reihen von Muskel-

Fig. 99.



A *B* *C*

Querschnitte durch *A Trigonochlamys*, *B Pseudomilax*, *C Selenochlamys*. *ph* Pharynx. *mr* Pharynxretraktor. *mrt* Pharynxretentor. *r* Radula. Von den darunterstehenden Längslinien bedeutet die untere die Längsachse des Körpers, die obere die Gegend der Pharynxmuskeln. (Nach Simroth.)

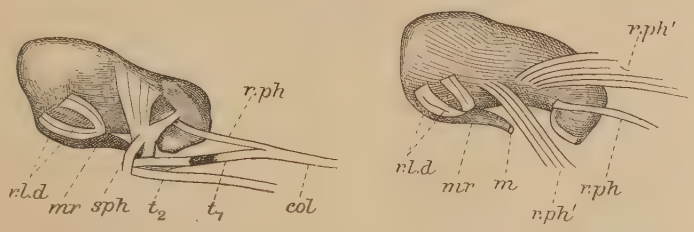
bändern, die schräg nach hinten zur Haut ziehen, aber nicht nach der Mediane des Integuments, sondern unter einer Drehung bis 90° nach links bis zur Seite des Fußes hinunter. Ihre Entstehung s. u.

Bei *Selenochlamys* (Textfig. 50, S. 171) entspringen entsprechende Muskeln jederseits von den Längsseiten des Pharynx symmetrisch und ziehen nach rechts und links zur Haut hinüber dicht über der Sohle, so daß sie die Leibeshöhle in eine obere und untere Kammer trennen, von denen die untere die Fußdrüse und die unteren Schlundganglien mit den Pedalnerven einschließt.

Ähnliche, aber längere Muskelbänder nehmen bei *Pseudomilax*, *Phrixolestes*, *Hyrcanolestes* und *Chrysalidomilax* weiter oben jederseits ihren Ursprung. Am regelmäßigsten ziehen sie bei *Pseudomilax* nach dem Integument hinüber, wodurch dieses äußerlich segmentär geringelt wird. Bei den übrigen laufen die Ursprungsstellen etwas schräg in Bogenlinien am Pharynx hin, immer vor den Hinterbacken; die Muskeln strahlen auseinander und heften sich, oft in dichten Zügen und in mehreren Reihen

jederseits, an der seitlichen Nackenhaut an, so daß die vordersten als Protraktoren wirken können, während die hinteren als Retraktoren sich betätigen. Es wird auf die jeweilige Lage und Ausstülpung des Schlundkopfes ankommen, wie man sie zu deuten habe. Die Hauptaufgabe wird in dem festen Halt liegen, den sie dem Schlundkopf gewähren bei der Bewältigung der Regenwürmer, von denen sie alle sich nähren. Bei *Chrysalidomilax*, einer erst neuerdings von mir beschriebenen Form[1], zerlegen sich die Muskeln in eine vordere und eine hintere Gruppe, und sie sind rechts schwächer und weniger als links. Denn wir haben es mit einem merkwürdigen unsymmetrischen Pharynx zu tun, der wieder aus der eigentümlichen Umwandlung der *Columellaris* und dem dadurch bedingten Habitus sich herleitet. Um den Mund liegt ein starker Sphincter, mit ihm verbinden sich die großen und kleinen Tentakel, von denen die großen ihren Retraktor je als einen Ast des Spindelmuskels erhalten,

Fig. 100.



Schlundkopf von *Chrysalidomilax*, von links: Oben sind die sekundären Retraktoren gezeichnet, unten die Mundmuskulatur. *col* Columellarmuskel. *m* Mundöffnung. *mr* Mundrohr. *r.ph* normaler Pharynxretraktor (vom Spindelmuskel). *r.ph'* Sekundäre Pharynxretraktoren. *sph Sphincter oris.* t_1 großer, t_2 kleines Tentakel. *r.l.d* die seitlichen Retraktoren zur Erweiterung des Mundrohres. Original.

während die kleinen ihren Muskel, wie bei den meisten limacoiden Raubschnecken, von der Seite der Sohle herleiten. So wird beim Rückzug lediglich der Mund retrahiert, die Nackenhaut aber durch die Eingeweide vorgewölbt, so daß die Schnecke den Habitus einer Schwärmerraupe in Schreckstellung, d. h. mit retrahiertem Kopfe, annimmt. Dabei drücken die rechts gelegenen Genitalien auf den Pharynx, so daß seine rechte Hälfte kleiner wird als die weiter nach vorn vorgewölbte linke. Von der Mundöffnung aus steigt ein Mundrohr schräg nach vorn und oben auf, das von unten und vorn her in den Pharynx eintritt. Die Eingeweide beeinflussen nicht nur die Form des Pharynx, sondern auch die Protraktoren der rechten Seite, die, wie erwähnt, spärlicher bleiben.

Ganz anders endlich ist das Prinzip, nach dem bei *Trigonochlamys* der Schlundkopf den Regenwurm bewältigt. Hier entspringen oben vorn,

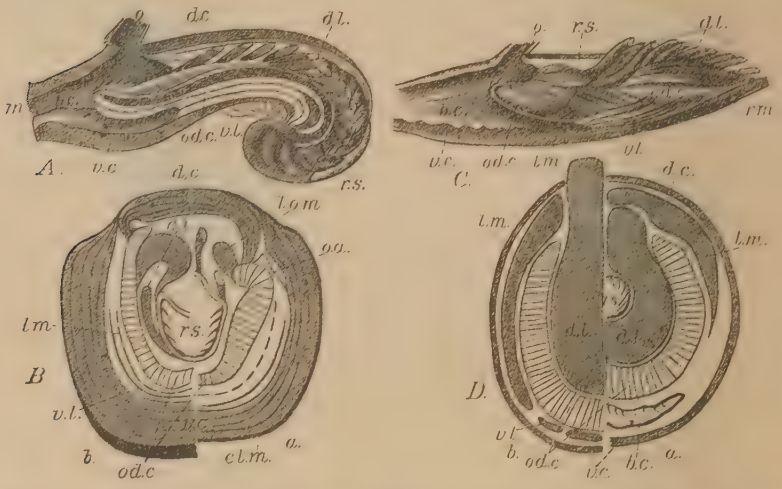
[1] Simroth, Neue Beiträge zur kaukasischen Nacktschneckenfauna, erscheinen in dem Ber. des Kaukasus-Museums in Tiflis.

nicht weit vom Beginn, in einer Querlinie derbe kurze Muskeln, die unmittelbar darüber an der Nackenhaut sich befestigen (Textfig. 99 *A*). Sie wirken als Retentoren und lassen im übrigen den großen Pharynx unbehelligt, daher er trotz der Größenzunahme seine Form behält (s. o.).

β. Die innere Muskulatur.

Durch genaueren Vergleich des Pharynx von *Natalina* und *Testacella* hat Martin Woodward eine klare Anschauung von der verschiedenen Ausbildung und Funktion der Muskeln gewonnen. Er unterscheidet bei *Natalina* eine äußere und innere Lage und zwischen beiden eine Quer-

Fig. 101.



A. und *B.* Längs- und Querschnitt von *Natalina caffra*, die linke Hälfte von *B* hinten, die rechte vorn. *C* und *D.* ebenso von *Testacella*. *b.c.* Buccalhöhle. *d.c.* Dorsaler Ringmuskel *(Constrictor)*. *d.l.* Dorsaler Längsmuskel. *e.l.m.* Äußerer Längsmuskel. *l.m.* Seitenmuskel. *l.o.m.* Seitliche Muskulatur des Zungengerüstes. *o.* Ösophagus. *od.c.* Zungengerüst. *r.m.* Pharynxretraktor. *r.s.* Radula-Scheide. *v.c.* Ventraler Ringmuskel *(Constrictor)*. *v.l.* Ventraler Längsmuskel. Nach Martin Woodward.

muskulatur, von denen die innere Längsmuskulatur in zwei Antagonisten zerfällt. Dazu kommt noch das muskuläre Gewebe des Zungenbalkens, also

außen ein dünnes Lager von Längsmuskeln, am stärksten an der Ventralseite, wo durch ihre Wirkung oft eine Beugung des Schlundkopfes hervorgerufen wird,

darunter der große Constrictor, aus Querfasern bestehend; er zerfällt namentlich hinten in eine schwächere dorsale und eine stärkere ventrale Portion, von denen die erstere die lokale Befestigung an dem Stützbalken der Radula übernimmt,

dazu noch eine Längsmuskulatur, die man sich als ursprünglich kontinuierlich, nachher aber durch den Stützbalken durchbrochen vor-

stellen kann, so daß ein antero-ventraler und ein postero-dorsaler Längsmuskel entsteht.

Der schwache postero-ventrale Muskel entspringt an der Außenseite des Balkens und heftet sich vorn an der Basalmembran der Radula an, die er nach vorn zieht und ausbreitet, und deren Zähne er aufrichtet; eine Anzahl sekundärer Bänder strahlen etwas mehr nach dem seitlichen Umfange der Membran aus.

Der postero-dorsale Längsmuskel ist weit stärker und entspringt in vielen, namentlich hinten kräftigen Bündeln auf der Innenseite des Balkens und zieht zur Radula herüber. Als Antagonist des vorigen besorgt er die Retraktion der Radula, und damit fällt ihm die Hauptaufgabe bei der Bewältigung der Beute zu.

Testacella hat einige wesentliche Unterschiede. Sowohl die äußere Längsmuskulatur ist dünn, so gut wie die zirkuläre oder der Constrictor. Dagegen sind die inneren Längsmuskeln sehr stark ausgebildet, und zwar mit einer bemerkenswerten Verlagerung der Insertion, wenigstens bei den Arten, bei denen die Radulascheide nicht mehr bis zum Hinterende des Pharynx reicht. Hier nehmen die einzelnen Bündel des postero-dorsalen Längenmuskels nicht mehr an der Innenseite des Stützbalkens ihren Ursprung, sondern durchbrechen die Pharynxwand, inserieren sich an der linken Körperwand und werden zu den oben beschriebenen äußeren Retraktoren.

Der Unterschied erklärt sich aus der verschiedenen Ernährung, *Natalina* lebt von Gehäuseschnecken, die sie in einzelnen Bissen aus der Schale herausreißen muß, *Testacella* nährt sich von Lumbriciden, die sie lebend verschlingt. Jene preßt daher durch den starken Constrictor die Radula fast gegen ihre Beute, während *Testacella* namentlich der Längsmuskulatur bedarf, um den Wurm in den Mund zu ziehen.

Auf die äußere Längsmuskulatur möchte ich den von Stantschinsky beschriebenen

Retractor dorsalis lateralis posterior von *Oncidium*

beziehen, der von der Radulapapille jederseits über die Dorsalfläche des Pharynx nach vorn verläuft und sich an der Muskulatur der Ösophagusbasis inseriert. Er hat wohl die Aufgabe, den Ösophagus gegen den Pseudokiefer (s. o.) zu drücken und damit den Bissen in den Schlund zu schieben.

Andere Sonderbildungen betreffen *Chrysalidomilax*. Hier haben sich jederseits vorn und oben zwei Längsmuskeln losgelöst, welche vom Rücken des Pharynx zu der Einmündung des Schlundrohrs in denselben ziehen (Textfig. 100 *r.l.d*). Diese

Retractores laterales dorsales

haben vermutlich den Zweck, das Mundrohr zu erweitern, um dem Wurm den Eintritt in den Schlundkopf zu gestatten. Der Constrictor ist nicht nur, im Zusammenhange mit derselben Funktion, im unteren vorderen Umfange des Pharynx besonders entwickelt und selbständig geworden,

sondern es treten auch etwas weiter hinten Bündel von ihm weg und werden zu äußeren Muskeln, welche zum Sphincter oris verlaufen und in ihn eintreten.

Bei solchen Raubschnecken, deren Radulascheide im Inneren des Schlundkopfes liegt und nach vorn gerückt ist, wird sie durch einen unpaaren

Retractor papillae radulae

mit dem Hinterende verbunden, zum mindesten bei *Parmacellula*. Er liegt frei im Inneren des Pharynx. Wieweit er verbreitet ist, bleibt noch nachzuweisen, ebenso, ob der Retraktor, den Collinge außen am Hinterende des Schlundkopfes von *Atopos* zeichnet, dazu gehört.

5. Der Stützbalken der Radula.

Sempers richtige Angabe, daß er bei den Pulmonaten rein muskulös sei, wurde von Claparède, Sicard, Lacaze-Duthiers, Joyeux-Laffuie u. a. wieder durch die Behauptung der knorpeligen Beschaffenheit getrübt. Diese ist durch die neueren Untersuchungen, namentlich von Plate widerlegt, wenn auch über die Natur der Elemente noch keine völlige Einigkeit herrscht. Echtes Knorpelgewebe ist jedenfalls ausgeschlossen. Im einzelnen herrscht mancherlei Verschiedenheit.

Außen ist der Balken von einer Faserschicht überzogen, welche den Muskeln zum Ansatz dient, oft von verschiedener Dicke an der Innen- und Außenseite. Die Fibrillen sind sehr dicht und enthalten meist keine Kerne mehr. Sie laufen parallel zur Oberfläche (Plate).

Das eigentliche Gewebe des Balkens ist wohl bei den Oncidien noch am reichsten an Bindegewebe. Große Zellen mit blassem Inhalt bilden die Grundlage, zwischen denen normale Muskelfasern, mit dem Sarcoplasma und Kern in der Mitte, hindurchziehen. Die Muskelfasern nehmen nach dem Vorderende zu überhand (Plate).

Für *Daudebardia* gibt Plate in der Hauptsache radiale Muskelfasern an, die indessen von Längsbündeln unterbrochen werden. Die Längsmuskeln nehmen nach vorn, oben und außen zu und stehen durch Schrägfasern gelegentlich in Verbindung; auch fehlen vereinzelte Bündel in der dritten Raumdimension nicht. Dazwischen liegt spärliches Bindegewebe. Ganz ähnlich verhält sich *Testacella* nach demselben Autor. Für *Paryphanta* macht Beutler wesentlich andere Angaben. Außer dem spärlichen Bindegewebe, das sich an Bluträume anschließt, kommen nur radiäre Fasern in Betracht, dichtgestellt, prismatisch, an beiden Enden zugespitzt, mit körnigem, nicht fibrillärem Protoplasma, nicht Muskelfasern, eher elastische. Eine Schicht Längsfasern bildet eine scharf getrennte, oberflächliche Lage; sie fehlt nur da, wo der Balken vom Constrictor gefaßt wird. Ähnlich lautet die Schilderung M. Woodwards für *Natalina* und *Testacella*, nur daß die radialen Fasern als muskulär genommen werden. Ihre Kontraktion verlängert den Stützbalken nach vorn und schiebt somit die Radula vor; Längsmuskeln, die sich am vorderen oberen Rande darauf legen, spannen sie weiter an.

d) Die Radulascheide und Radula (XVII 2—4).

Die Radulascheide, Radulatasche oder Radulapapille ragt in der Regel oben hinten und unten aus dem Pharynx heraus. Bei manchen Raublungenschnecken, *Testacella, Parmacellilla, Atopos,* ist sie in das Innere des Schlundkopfes gerückt, bei anderen auf die Oberseite (s. o.). Nur selten verlängert sie sich weiter über den Pharynx hinaus, eine Strecke weit bei *Ancylus fluviatilis,* namentlich aber bei den Urocoptiden, wo sie den Schlundkopf um mehr als das Zehnfache an Länge übertrifft und sich frei in der Leibeshöhle aufrollt. Sie weist zwei verschiedene Typen auf, die mit der Breite der Raspel zusammenzuhängen scheinen. Entweder ist die Radula einfach zu einer Rinne eingefaltet und liegt in einem Blindsack von rundlichem Querschnitt, – oder gleich die erste Zahnreihe bildet gewissermaßen eine entgegengesetzte Linie, bei der der mittelste Zahn am höchsten liegt, die Seiten nach unten abfallen und sich schließlich unten einrollen nach der Mitte zu. Der zweite, evolute Typus scheint vorwiegend bei sehr breiter Radula mit hoher Zahnzahl in der Querreihe vorzukommen. Der erste Typus ist der verbreitete, der zweite tritt namentlich bei *Hyalimax* und den Janelliden auf, wobei *Hyalimax* als Ausgangspunkt genommen werden kann. Hier hat die Radulapapille einen umgekehrt herzförmigen Abschluß, der indes durch seine schiefe Stellung die Wirkung der Torsion zum Ausdruck zu bringen scheint, ein Verhältnis, das auch in der Radula selbst noch seinen Ausdruck findet (s. u.).

Die Radula bildet, wie erwähnt, die übliche Rinne, die sich vorn verbreitert und schließlich über den Stützbalken hinweglegt. Losgelöst läßt sie sich in eine Fläche ausbreiten. Anders jedoch bei *Ostracolethe* mit sehr hoher Zellenzahl (s. u.). Hier ist sie der Länge nach tief und gleichmäßig gefurcht, so daß Erhöhungen und Vertiefungen von gleicher Breite regelrecht miteinander abwechseln, ähnlich wie bei *Pleurotomaria.*

Entstehung und Gliederung der Radula.

Soweit im hinteren Teil die Raspel die schmale Rinne darstellt, wird diese durch das hereinwuchernde Gewebe der Decke oder den Pfropf ausgefüllt. Er besteht lediglich aus Bindegewebe, bei *Paryphanta* mit einer Höhlung nach Beutler. In den Epithelüberzug des Pfropfs oder Kieles greifen die Zähne mit ihren freien Spitzen ein; doch wird vielleicht die frühere, durch Roeßler zuerst vertretene und oft, z. B. von Plate, wiederholte Anschauung, als ob das Epithel des Pfropfs durch eine cuticulare Schmelzabsonderung die Zahnspitzen verstärkte, so gut wie bei den Prosobranchien (s. o.) aufzugeben sein. Die Zähne werden danach vielmehr, ebenso wie die Basalmembran, lediglich von den Odontoblasten erzeugt. Allerdings ist neuerdings Miss Sollas wieder geneigt, dem Epithel des Pfropfs eine Mitwirkung bei der Bildung des Schmelzüberzugs zuzusprechen. Von Interesse ist ihre Feststellung, daß die Radula von *Helix aspersa* im

Winterschlafe einen Gehalt von Kieselsäure zeigt, nicht dagegen im wachen Zustande (s. u. Verdauung). Phosphorsäure fehlt stets.

Die Odontoblasten bestehen nach Roeßler aus mehreren Querreihen großer Zellen, von denen die vorderste die Basalmembran, die übrigen die Zähne absondern. Doch scheinen die Verhältnisse zu wechseln, denn Plate meldet für die Oncidien an ihrer Stelle viele kleine, dicht gedrängte Odontoblasten, während v. Wissel die Zahl der Odontoblasten der der Zähne gleich setzt. Es fehlt an der genauen Feststellung einer numerischen Beziehung zwischen den Odontoblasten und den einzelnen Zahnelementen. Denn selbst die naheliegende Annahme, daß wenigstens die einfachsten äußersten Marginalzähne oder die kleinsten Spitzen komplizierterer Zahnplatten auf eine einzige Zelle zurückgehen, entbehrt bis jetzt der histologischen Stütze. Für die allmähliche Entstehung der Zahnzahlen gibt Sterki an, daß die Pulmonatenradula beim jungen Tiere mit 3 Längsreihen, vielleicht selbst mit einer einzigen beginne. Mit dem Wachstum der Schnecken kommen immer mehr Reihen hinzu, während die Zähne sich sondern in zentrale, laterale und marginale, welche letzteren immer weiter nach außen rücken.

Maßgebend zur Entscheidung der verschiedenen, wenn auch nicht aller Fragen ist die Arbeit von Schnabel, der von unseren Pulmonaten *Limnaea*, *Planorbis*, *Helix* und *Succinea* genauer untersucht hat. Die Radulascheide ist eine ektodermale Tasche, deren terminale Zellen sich frühzeitig, noch ohne zu fungieren, zu Odontoblasten umwandeln, während ihre Wände sich einander nähern bis zu völligem Schluß des Lumens. Schon vorher wird die Basalmembran angelegt, die Zähne aber erst später, nachdem sie durch Wucherung der hinteren oberen Zellen etwas nach vorn und unten verschoben wird. Wenn etwa 5 Querreihen von Odontoblasten hintereinander da sind, bildet die vorderste, von den anderen durch eine Spalte geschiedene die Basalmembran weiter, die andern sondern gemeinschaftlich den Zahn ab. Die Basalmembran kann später noch in toto verstärkt werden, die Zähne werden nicht weiter verändert, so wie auch die Zellen der Decke in keiner Weise sich an ihrer Bildung beteiligen. Die Odontoblasten dienen nur zur Absonderung eines einzigen Zahnes. Nachher werden sie zu gewöhnlichen Epithelzellen, welche nach vorn rücken, während ein Nachschub neuer Zellen von hinten her neue Odontoblasten an der Stelle der alten liefert. Zuerst entsteht nicht, im Gegensatz zu Sterkis Angabe, der Mittelzahn, sondern immer mindestens zwei, d. h. zunächst der erste Seitenzahn jederseits, noch nicht in der definitiven Form, sondern als stumpfer Höcker. Aus Schnabels Figuren folgt, daß zur Herstellung eines Zahnes eine Anzahl von Odontoblasten nicht nur hinter, sondern auch nebeneinander gebraucht werden. Beide Ergebnisse halte ich kaum für allgemein gültig. Die Radula von Ostracolethe würde wahrscheinlich von je einer Zelle einen Zahn entstehen lassen, und bei Physa (s. u.) wird vermutlich zuerst nur der Mittelzahn

angelegt. Die letztere Annahme ist wenigstens der Kontrolle durch Beobachtung leicht zugänglich.

Die Zähne bestehen auch hier aus der Grund-, Fuß- oder Basalplatte und der Schneide mit den Spitzen, Haupt- und Nebenzacken oder Dentikeln. Die Schneide oder das Epithem mit den Spitzen, von denen sich bei regelmäßiger Ausbildung Meso-, Ecto- und Entoconus, bzw. Mes-Ect- und Entodont unterscheiden lassen, ruht bisweilen erst noch auf einer als Sockel bezeichneten Verdickung. Die Ausdrücke werden verschieden gebraucht, worauf nichts ankommt. Im höchsten Falle lassen sich Rhachiszahn, Lateral- und Marginalzähne voneinander unterscheiden, manchmal in scharfer Trennung der verschiedenen Kategorien, noch häufiger aber in allmählichem Übergang. Bisweilen lassen sich überhaupt kaum Differenzen ausfindig machen, außer in der Größe und in der asymmetrischen Gestalt aller Zähne mit Ausnahme des mittleren Rhachiszahnes. So vermutlich bei allen Raublungenschnecken, bei denen meist der Rhachiszahn klein bleibt und nicht selten ganz schwindet, so daß man bei der gleichmäßigen Form der einzelnen Elemente nur von Lateralzähnen reden kann oder die gemeinsame Bezeichnung „Pleuralzähne“ für beide Kategorien verwendet.

Jede Querreihe bildet im allgemeinen eine in der Mitte gebrochene Linie, wobei indes die Mitte oder der Rhachiszahn ebensogut der vorderste wie der hinterste Punkt sein kann. Zwischen diesen vorn konvexen oder konkaven Winkeln, für die man wohl die bekannten Ausdrücke ‚opisthocoel‘ nach ‚procoel‘ verwenden, oder für die man die entsprechenden Bezeichnungen ‚prosacanth‘ und ‚opisthocanth‘ erfinden könnte, bildet die fortlaufende gerade Querlinie, wie wir sie wieder bei *Ostracolethe*, bei *Achatina* u. a. finden, den Übergang und mithin vielleicht den Ausgangspunkt. *Physa* dürfte die Form sein, bei der der Mittelzahn am weitesten vorn liegt*). Die Testacelliden bilden den Gegenpol; bei jener, der sich *Amphibola* wohl zunächst anschließt, ist also der Winkel vorn stark konvex, bei diesen stark konkav und spitz. Im übrigen bilden die beiden Schenkel oft geschweifte Linien von verschiedener Form, für die vorläufig das Verständnis fehlt. Die beiden Extreme wenigstens erklären sich durch verschiedenen Muskelzug (s. u.).

Da sowohl die Anzahl der Querreihen als die der Zähne oder Zahnplatten in einer Querreihe stets eine hohe ist und nicht unter 17 oder oder 15 herabsinkt, denen andrerseits hunderte gegenüberstehen können, eignet sich die Radula der Pulmonaten im allgemeinen weniger zu taxonomischer Verwendung, als bei den Vorderkiemern. Dazu kommt, daß aglosse Formen vollständig fehlen. Man muß daher schon zu größeren Feinheiten, Größe und Gestalt des Rhachiszahnes, allmähliche Umformung

*) Eine Zeichnung Plates, wonach in einem Oncidienschlundkopf eine stark prosacanthe Radula liegt wie bei *Physa*, beruht wohl auf übertriebener Schematisierung.

und Zahl der einzelnen Spitzen u. dergl. seine Zuflucht nehmen. Trotzdem gelingt es nicht leicht, die natürlichen Gruppen auf Grund der Radula herauszuschälen. Das leuchtet sofort ein bei derjenigen Raspel, die am allerklarsten als einheitlich hervortritt, bei der der Raublungenschnecken nämlich. Sie werden ohne weiteres erkannt an den gleichmäßig pfriemenförmigen Zähnen, die höchstens an der Rückseite einen Ausschnitt haben. An- oder Abwesenheit des Rhachiszahnes, schnellere oder langsamere Zu- und Abnahme der Größe bilden die Hilfsmittel der weiteren Sonderung, die oft genug noch dazu für die Zwecke der Systematik versagen. So zeigen sich in der Gattung *Ennea* alle Übergänge nach Pfeffer. *E. complicata* hat den deutlichsten Mittelzahn innerhalb der Agnathen schlechthin, bei *E. insignis* beschränkt er sich auf die jüngeren Reihen, bei anderen Arten, wie *E. conica* und *E. quadridentata* fehlt er völlig. Und doch beruht dieses gleichmäßige Testacellidengebiß lediglich auf Konvergenz von den verschiedensten Familien aus, woraus sich ohne weiteres das allmähliche Verfließen der einzelnen Zahnformen ergibt.

Wie bei den Testacelliden der Rhachiszahn oft bis zum Schwunde verkümmert, so bleibt er bei sehr vielen anderen an Größe gegen den ersten Lateralzahn zurück. Nur ausnahmsweise übertrifft er ihn bedeutend, bei *Physa* nämlich, sonst, wie bei *Limax*, nur um ein geringes während der umgekehrte Fall, daß er neben einem großen ersten Seitenzahn fast verschwindet, sehr häufig ist. Meist ist der Rhachiszahn dreispitzig mit hervorragendem Mesoconus. Seltener ist er nur zweispitzig, bisweilen mit Andeutung von Verschmelzung aus zwei Zähnen. Dann nimmt seitwärts der Mesoconus an Größe zu und die mediale Spitze oder der Entoconus ab. Weiter nach außen bleibt der Mesoconus allein erhalten, oder aber der Ectoconus verdoppelt, verdreifacht, vervielfacht sich. Dabei kommen oft in derselben Familie wesentliche Unterschiede durch die Form des vergrößerten Mesoconus, d. h. der Hauptschneide zustande, indem sie entweder kurz, plump und abgerundet wird, oder aber indem sie sich verlängert und zuspitzt, bis die Marginalzähne schließlich die Pfriemenform des Testacellidengebisses annehmen, das schlechtweg mit dem Ptenoglossengebiß unter den Vorderkiemern zusammenfällt. Pfeffer hat darauf hingewiesen, daß hier wohl mechanische Verhältnisse zugrunde liegen, insofern den einzelnen Zähnen je nach der Form der rinnenförmigen Raspel verschiedener Raum zur Verfügung steht. Auf Taylors Einteilung der verschiedenen Gebisse komme ich erst später zurück (s. u.).

Primitivste Radulaformen.

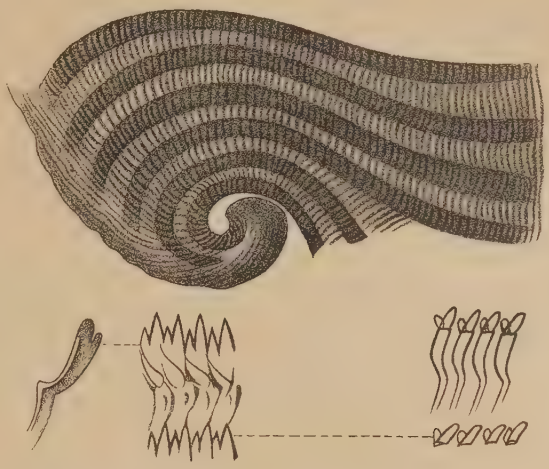
Versuchen wir, das Einzelne zu ordnen, so können wir vielleicht von einer längsgefurchteten Radula ausgehen, wie sie

Ostracolethe

aufweist. Hier sind etwa 180 Querreihen vorhanden, und in jeder Querreihe gegen 700 Zähne. Sämtliche Zähne sind gleichartig mit zwei

Spitzen versehen. Hier liegt die Annahme nahe genug, daß jeder Zahn von zwei nebeneinander liegenden Odontoblasten oder je zwei Gruppen hintereinander liegender Odontoblasten sich herleitet; denn man wird kaum mehr als 1400 Odontoblasten auf eine Querreihe rechnen können. Eine ähnliche Einfachheit sieht man in den Lateral- und Marginalzähnen von *Hyalimax*. Die äußersten bestehen nur aus je einem schmalen Stäbchen, und meist sind, namentlich nach der Mitte zu, je zwei Stäbchen an ihrem freien Ende klammerartig verbunden, also ein ganz ähnlicher Aufbau. Aber schon bei *Hyalimax* weisen die mittleren Zähne die übliche Schneide mit mehreren Spitzen und die gewöhnliche Umformung unter Verdrängung des Ento- und Zunahme des Mesoconus auf.

Fig. 102.



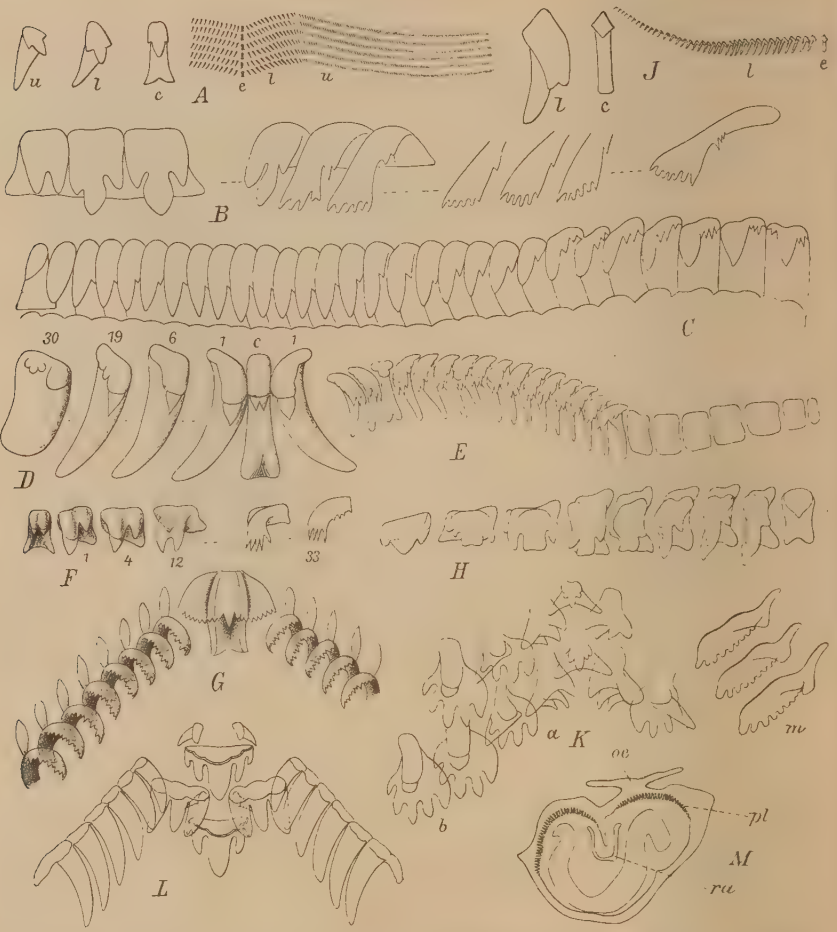
Radula von Ostracolethe. Oben das rechte Hinterende, unten die gleichmäßig zugespitzten Zahnplatten, stärker vergr. (Nach Simroth.)

Basommatophoren.

Die Basommatophoren haben durchweg ziemlich hohe Zahnzahlen, zeigen aber trotz vieler Übergänge in den einzelnen Zähnen der verschiedenen Gruppen allerlei Besonderheiten. Auch lauten die Angaben oft unsicher genug. Die Auriculiden haben, soweit bekannt, durchweg dreispitzige Zähne, der Mesoconus ragt beim Mittelzahn symmetrisch, bei den Seitenzähnen asymmetrisch hervor, bei den Randzähnen sind alle Spitzen gleich, und die Zähne somit sägeförmig. Die Limnaeiden *Limnaea*, *Planorbis*, *Isidora-Bulinus*, *Miratesta* haben ähnliche dreispitzige Lateralzähne, aber der Mittelzahn trägt nur zwei gleiche Zacken, bei *Limnaea javanica* ist er nach Sarasins sogar nur einspitzig und besonders klein, und auch kleinere europäische Arten von *Limnaea* wie *Planorbis* haben nach Lehmann vielfach nur die einfache Spitze; die Randzähne werden viel stärker gesägt, so zwar, daß Ento- und Mesoconus eine gleichmäßige Säge liefern, und der Ectoconus noch als ein äußeres, oft weiter abstehendes Zähnchen sich unterscheidet. Die Ancyliden sollen sich anschließen und nach Fischer *Otina*. Doch ist der Unterschied unserer gemeinen Formen *Ancylus fluviatilis* und *Acroloxus* s. *Velletia lacustris* nach

Uličny schon ziemlich bedeutend, einmal in der Zahl, dann in der Form. *A. fluviatilis* hat etwa 140 Zahnreihen und in jeder 51—65 Zähne,

Fig. 103.



Raspeln von Basommatophoren. *A Auricula. B Miratesta. C* und *D Ancylus fluviatilis. E Ancylus (Acroloxus) lacustris. F Planorbis corneus. G Physa fontinalis. H Siphonaria tristensis. J Siphonaria* vom Kap. *K Chilina. L Amphibola solida. M* Querschnitt durch den Pharynx von *Gadinia. c* Rhachiszahn. *a, b, l* Lateralzahn. *m* Marginalzahn. *u* Übergang zwischen Lateral- und Marginalzähnen. *oe* Ösophagus. *pl* Längsfalten. *ra* Radula. (*A, H—L* nach Fischer [Wilton, Heynemann, Schacko]. *B* und *C* nach P. und Fr. Sarasin. *D* und *E* nach Uličny. *F* und *G* nach Taylor. *M* nach Pelseneer.)

A. lacustris hat nur ca. 84 Querreihen und in jeder 35—37 Zähne. Die einzelne Reihe bildet bei *A. fluviatilis* einen nach vorn konkaven, die von *A. lacustris* einen konvexen Bogen. *A. fluviatilis* hat einen zweispitzigen, *A. lacustris* einen stumpf-dreispitzigen Rhachiszahn. Bei jenem sind die

nächsten Lateralzähne asymmetrisch einspitzig, nach außen stellen sich allmählich mehrere Dentikeln ein, bis endlich die letzten Marginalzähne die Hauptspitze abstumpfen. Der Übergang erfolgt so allmählich, daß man zwischen Lateral- und Marginalzähnen keine Grenze ziehen kann. Umgekehrt haben die Lateralzähne bei *A. lacustris* drei scharfe Spitzen und dazu außen mehrere Adventivdentikeln, so daß sie stark gesägt erscheinen; die Marginalzähne dagegen erscheinen nur als breite Basalplatten ohne deutliche Schneide. Dazu will das Bild von *Otina* und *Camptonyx* mit einspitzigen Lateral- und zweispitzigen Marginalzähnen allerdings weniger passen, als Fischer meint. *Gundlachia* hat nach Hedley einen zweispitzigen Rhachiszahn, die Lateralzähne haben einen starken Mesoconus, an die sich eine Anzahl Ectoconen sägeartig anschließen. Wenn die ganze Gruppe wenigstens einigermaßen klar liegt, so bildet doch die Radula, welche Sarasins von *Ancylus fluviatilis* zeichnen, einen Widerspruch; denn hier ist der Mittelzahn einspitzig, die Seitenzähne haben einen langen Mesoconus mit äußerer Nebenspitze, diese vermehrt sich nach außen, bis endlich auch innere Nebenspitzen auftreten. Liegen hier verschiedene Arten vor?

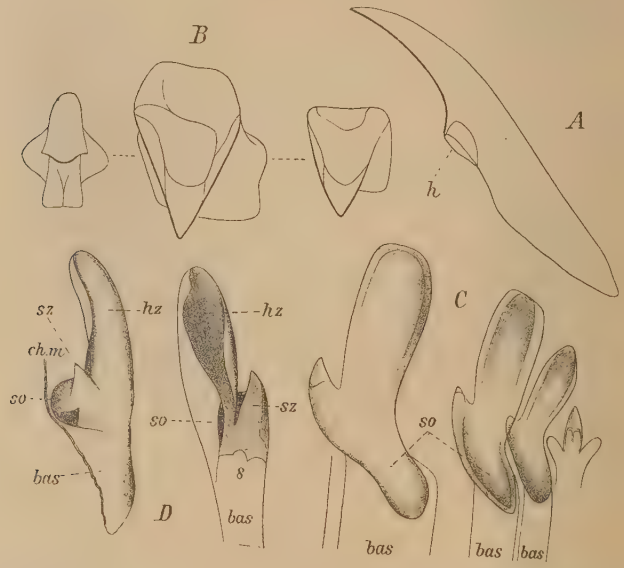
Bei *Chilina* sind die Zähne durchweg breiter, der Mittelzahn hat schon außer dem starken Mesoconus jederseits mehrere kleine Dentikeln. Diese verstärken sich nach außen, bis die Randzähne reich gesägt sind. Nach Plate hat der Rhachiszahn 5, der erste Lateralzahn 4, die äußersten Randzähne 8 Spitzen. Auch *Physa* hat den vielspitzigen Mittelzahn mit breiter Basalplatte, alle übrigen Zähne sind schmal und reich gesägt wie die Marginalzähne der vorigen, dazu haben sie außen an der Schneide eine längliche Appendix. — *Siphonaria* ist wieder einfacher, der Mittelzahn entweder einspitzig und schmal und die übrigen gleichmäßig mit längerer, zweispitziger Schneide, oder aber auch der Rhachiszahn breiter, der nächste mit langem, spitzem Mesoconus und kurzem Ectoconus, wozu sich unter allmählicher Abnahme der Länge noch ein Ectoconus gesellt. Dem letzteren ähnelt die winzige Radula von *Gadinia* mit einspitzigem Mittelzahn, dreispitzigen Seitenzähnen mit langem Mesoconus und kurzen, zweispitzigen Randzähnen. — *Amphibola* endlich hat die stärkste Differenzierung mit der Formel $6 + 2 + 1 + 2 + 6$, wobei die beiden Lateralzähne noch auffallend verschieden sind; der Rhachiszahn fünfspitzig, ähnlich, doch nur dreispitzig der äußere Lateralzahn, alle übrigen einfach messerförmig, der innere Lateralzahn am kleinsten.

Ganz außerhalb des gewohnten Rahmens stellt sich nach Pelseneer *Gadinia*. Die Radula ist fast verkümmert (s. o.), schmal und kurz. Dafür hat die Zungenmembran, d. h. wohl die Basalplatte, jederseits eine feine Längsfältelung, die vermutlich bei der Nahrungsaufnahme mitwirkt (Textfig. 103 *M*). — Es dürfte schwer halten, diese verschiedenen Radulae in ein übersichtliches System zu bringen, die Differenzen haben oft kaum generischen Wert.

Soleoliferen.

Von den Soleoliferen hat *Atopos* die typische Testacellidenradula mit schwachem Mittelzahn. Die Seitenzähne haben am Beginn eine kleine Höhlung (Sarasin), die wohl dem Ausschnitt vieler anderen Raublungenschneckenzähne entspricht. *Vaginula* s. *Veronicella* hat einen schwachen Rhachiszahn mit meist dreispitziger, doch auch einspitziger oder stumpfer Schneide (Sarasin), die Seitenzähne sind lang und einspitzig, nach außen abnehmend. Die Schneide bleibt dabei immer im Bereich der oblongen Basalplatte, so daß sie ein annähernd gleichschenkliges Dreieck bildet.

Fig. 104.



Radulazähne von Soleoliferen. *A* Seitenzahn von Atopos. *h* Höhlung. *B* Mittel-, Seiten- und Randzahn von *Vaginula boviceps*. *C Oncidiella celtica*. *D Oncidium verruculatum*, Seitenzahn von oben und von der Seite. *bas* Basalplatte. *ch.m* Basalmembran. *hz* Hauptzahn. *so* Sockel. *sz* Seitenzahn. (*A* und *B* nach Fr. und P. Sarasin. *C* und *D* nach Plate.)

Die Abweichungen sind unbedeutend, gelegentlich eine zweispitzige Schneide u. dergl. (Fischer und Crosse). Bei den Oncidien ist der Rhachiszahn dreispitzig, bisweilen mit ausgezogenem und eingekerbtem Mesoconus. Die nächsten Zahnplatten entwickeln eine lange, meist stumpfe Schneide, die auf einem besonders ausgebildeten Sockel ruht und einen kurzen Neben- oder Seitenzacken trägt. Doch kann ebensogut der erste Seitenzahn eine kurze Schneide haben, mit Zunahme nach außen, so gut wie der Nebenzacken seine Form mit der Art ändert (Semper). *Oncidiella* hat nach von Wissel eine äußere und eine innere Nebenspitze an jedem Zahn.

In dieser Gruppe ist es somit leicht, die Kette Oncidiiden-Vaginuliden-Atopiden auseinander abzuleiten, indem man von den ersten ausgeht oder auch die Vaginuliden als Mittelform ansieht, von der die anderen Gruppen divergieren. Bei 3 Vaginulaarten konnte ich eine bestimmte Funktion zwischen der Zahl und Größe der Zähne und der Körperform feststellen.

	V. Hennigi	*Leidigi*	*Hedleyi*
Körperlänge von . .	3,3	6	5
Verhältnis der Zahnlänge	3,3	6	5,4

Die Zahnlänge entspricht also der Körperlänge. Die Anzahl der Zähne in einer Querreihe wechselte proportional dem Körperquerschnitt. Wenigstens hatte die flachste Art, *V. Hennigi* 85, die dickste, *V. Hedleyi*, dagegen 115 Zähne in der Reihe. Es scheint also, daß bei gleicher Ernährung hier je 1 Zahn auf dieselbe Gewichtseinheit oder Masse des gesamten Körpers fällt*).

Lissopode Stylommatophoren.

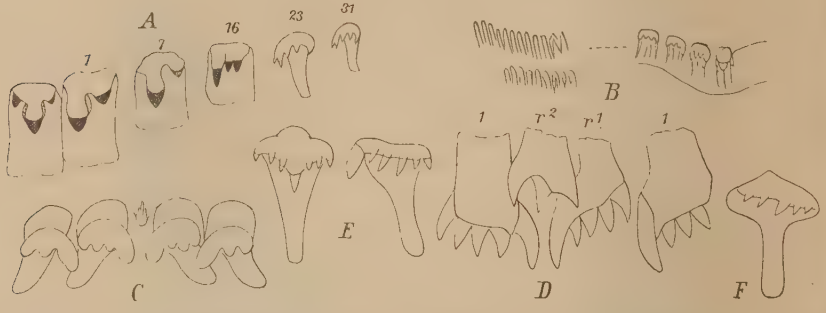
Elasmognatha.

Unter den lissopoden Stylommatophoren wird vielfach eine erweiterte Gruppe an die Succineen als Elasmognathen angeschlossen. Der Rhachiszahn von *Succinea*, der sich nach Sempers Abbildung *Omalonyx* anschließt, ist dreispitzig mit vorragendem Mesoconus. Dann verschwindet der Entoconus, und der Mesoconus verlängert sich, weiterhin wird der Ectoconus vervielfältigt, bis die Lateralzähne gesägt sind, unter Verschmälerung der Basalplatte. Diese letztere Form wird charakteristisch für die Athoracophoriden s. Janelliden. So hat schon der Rhachiszahn mancher Athoracophorusarten 7 Dentikeln (Suter), bei anderen wird er kleiner und 3-spitzig, fast bis zum Verschwinden. Bei *Aneitea* ist er drei- auch wohl vierspitzig (Glamann), bis zum Verkümmern (Plate), bei *Triboniophorus* ist er noch entwickelt, aber schmal. Alle übrigen Zähne sind gesägt, meist mit Abnahme der Dentikeln an den äußersten. Dabei sind die Basalplatten durchweg schmal. Nur *Triboniophorus* setzt zunächst mit breiter Basalplatte und einem nahezu dreispitzigen ersten Seitenzahn ein, von ähnlicher Form und Länge der Schneide, wie bei *Helix*; nach außen verschmälern sich die Basalplatten, die Schneide verkürzt sich und wird dentikuliert (Pfeiffer). Dazu kommt bei *Aneitella* nach Plate eine Verlagerung der Schneide nach rückwärts, so daß außer der hinteren Basalplatte noch eine vordere auftritt. Und dabei stellt sich ein neues Verhältnis ein. Der Rhachiszahn entsteht, vermutlich unter Schwund des ursprünglichen, aus der Verschmelzung der beiden ersten Seitenzähne, so daß er

*) Derartige Rechnungen scheinen weiter nicht aufgestellt zu sein, wohl aber die entgegengesetzten, welche beweisen, daß Schnecken von gleicher Größe ververschieden viele Zähne haben, z. B. *B. Hyalina lucida* 945, *Helix obvoluta* 15300 (Taylor). Für Ostracolethe von annähernd derselben Größe würde ich auf ca. 126000 kommen.

sowohl zwei vordere, wie zwei hintere Basalplatten hat. Diese sind aber asymmetrisch, so gut wie die Schneide, wahrscheinlich eine Folge der Torsion oder Detorsion, die sich ebenso in der schiefen Stellung der Radulapapille ausdrückt. Die mancherlei Abweichungen gerade in dieser Gruppe finden einen merkwürdigen Ausdruck in einer von Bergh abgebildeten Radula eines *Triboniophorus*, wo der Rhachiszahn in aufeinander folgenden Reihen abwechselnd drei- und fünfspitzig ist. *Hyalimax* hat, wie *Neohyalimax*, die Radula ähnlich der von *Succinea*, doch bleiben die äußersten Marginalzähne ganz schmal, so daß der einzelne Zahn einem

Fig. 105.



Radula von Elasmognathen. *A Succinea Mortilleti* Stab. *B Hyalimax*. *C Janella* von Neu-Caledonien. *D Ancitella Berghi*. *E Athoracophorus bitentaculatus*. *F Athor. dubius*. Rhachiszahn. r^1 und r^2 Verschmelzung der ersten Seitenzähne zum Rhachiszahn. (*A* nach Pollonera. *B* nach Simroth. *C* nach Fischer. *D* nach Plate. *E* und *F* nach Suter.)

Dentikel entspricht. Bei den nächsten verschmelzen je zwei an der Schneide miteinander usw., selbst bei den Mittelzähnen läßt sich in der Basalplatte an ihrer Längsstreifung die Verschmelzung aus den einzelnen Elementen noch erkennen.

Das Gros der Stylommatophoren.

Die sämtlichen Landlungenschnecken mit Ausnahme der Elasmognathen und Agnathen würden eine fortlaufende Reihe bilden, wenn nicht die Urocoptiden sich eigenartig heraushöben. Da sie indes nicht ohne Übergang dastehen, lasse ich sie in der Reihe.

Die Achatinellen schließen sich an *Hyalimax* an mit zwei Typen. Der eine zeigt gerade Querreihen, Rhachiszahn und Lateralzähne sind einfach wie bei *Achatina* (s. u.), die Marginalzähne sind gesägt — vielspitzig. Im anderen Falle ist die Querreihe eine gebrochene, nach vorn konvexe Linie, und alle Zähne sind gesägt, wie bei den Janelliden.

Die Stenogyriden sind durch die geraden Querreihen gekennzeichnet. Damit hängt wohl das Gleichmaß der Zahnplatten zusammen. Der Rhachiszahn bleibt schmal, meist dreispitzig. Die Seitenzähne werden

ausgesprochen dreispitzig mit langem Mesoconus, mehr ausgeglichen die Randzähne; so bei *Rumina decollata* (Fischer), *Caecilinella* (Lehmann). Bei *Cionella* sind die Seitenzähne nur zweispitzig unter Schwund des Entoconus, aber mit langen Spitzen. Diese werden kurz und stumpfer bei *Achatina*.

Die Pupiden und Clausiliiden haben eine ähnliche Radula wie etwa *Rumina* oder *Helix*, der Mittelzahn dreispitzig oder unter Verschwinden der Seitenzacken einspitzig bei *Bulimus*. Die Randzähne mit einigen gleichmäßigen Spitzen. Etwas stärkere Unterschiede bringt Pilsbry von den Megaspiriden. *Megaspira* selbst hat einen dreispitzigen Rhachiszahn, dann verschwindet der Entoconus und am Ende auch der Ectoconus und zuletzt alle Zacken. Bei *Perrieria* ist der Mittelzahn nur einspitzig, dann kommen zweispitzige Zähne, und nach außen wird der Ectoconus vervielfacht. Die Differenzen sind gering. Die Basalplatten behalten im allgemeinen die ursprüngliche Breite.

Auf dieser Grundlage entstehen wesentliche Differenzierungen bei den

Urocoptiden (Textfig. 106)

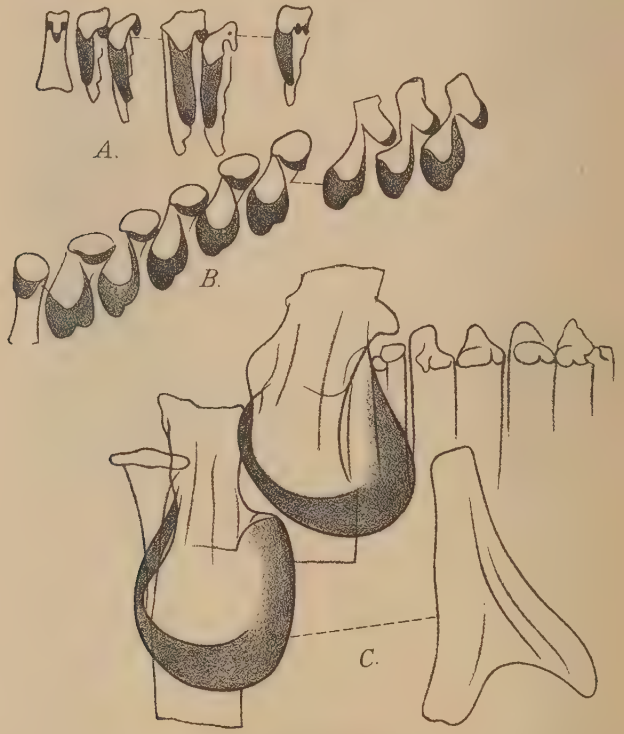
mit der langen schmalen Radula (s. o.). *Microceramus* und *Macroceramus* können als Anfang genommen werden, da hier noch die Zähne in fortlaufender Reihe stehen. *Microceramus* hat einen ebenmäßigen dreispitzigen Rhachiszahn, dann verschwindet der Entoconus, der Mesoconus aber verlängert sich außerordentlich, der Ectoconus kann sich schließlich verdoppeln. Bei *Macroceramus* ist der Rhachiszahn nur schmal und einspitzig, die übrigen Zähne haben den Mesoconus zu einer langen und den Ectoconus zu einer kurzen stumpfen Schneide ausgebildet. *Brachypodella* zeigt das Maximum der Entwicklung. Der Rhachiszahn bleibt schmal mit kurzer stumpfer, ein- oder dreispitziger Schneide, die beiden Lateralzähne haben einen gewaltigen stumpfen und weit überragenden Mesoconus, der erste ohne, der zweite mit Andeutung des Ectoconus, die sechs Marginalzähne sind wieder schmal mit kurzer, stumpfer zweilappiger Schneide. Die Lateralzähne allein funktionieren noch. Die Formel lautet $6 + 2 + 1 + 2 + 6 = 17$.

Unter den Heliciden im weiteren Sinne scheint sich die hinterindische *Chalepotaxis* unmittelbar den Urocoptiden anzuschließen (Textfig. 107 *G*). Die Zahnplatten haben dieselbe lange, stumpfe, erhobene Schneide in fortlaufender Reihe, so zwar, daß am Rhachiszahn an ihrer Wurzel die Seitenepitheme noch eben sichtbar bleiben, und nach außen hin der Ectoconus sich verlängert, bis die äußersten Lateralzähne sich verkleinern und verkümmern. Vielleicht kann man Formen anreihen, bei denen die Schneiden zwar kurz, aber ähnlich einheitlich und stumpf bleiben, wie *Papuina* und *Panda*. *Papuina* läßt an den Seitenzähnen den Entoconus und erst weiter außen auch den Ectoconus noch als Abgliederung der stumpfen Schneide erkennen, bei *Panda* ist die Schneide spitzer, und die Nebenzacken gehen

fast unkenntlich in ihr auf; die Marginalzähne haben sich kräftig, aber stumpf verlängert. Auch *Planispira* u. a. können in diese Gruppe genommen werden (s. u.).

Damit aber sind wir in das Gros der Heliciden und Zonitiden eingetreten, die sich nach der Radula kaum sondern lassen und ebenso die Pupiden einschließen (s. o.). Ja man kann zu den genannten stumpf-

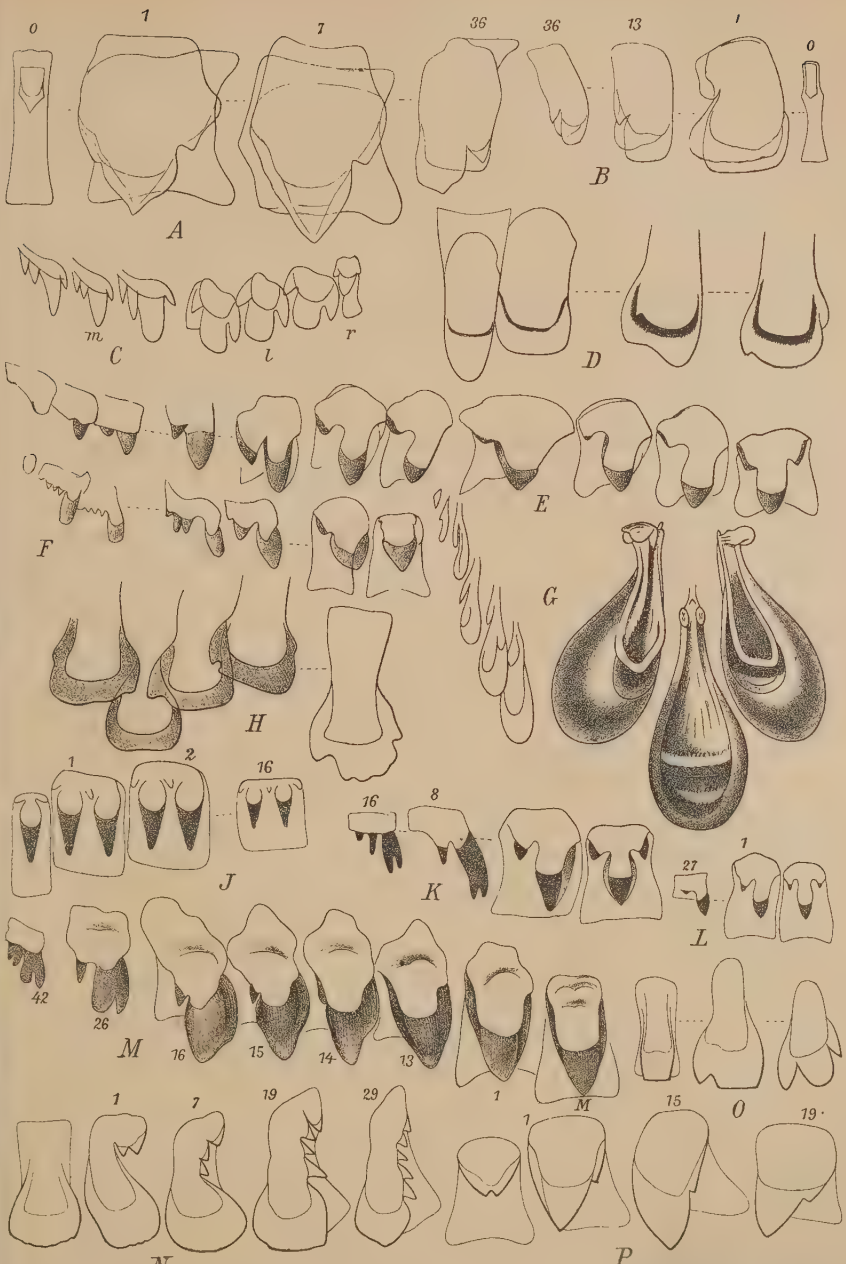
Fig. 106.



Radula von Urocoptiden. Links der Rhachiszahn. *A Microceramus Gossei. B Macroceramus tenuiplicatus. C Brachopodella agneriana*, daneben der erste Laterialzahn von der Seite. *D Brachypodella. f* Fuß. *ph* Pharynx. *r* Radulaschneide. (Nach Binney und Pilsbry.)

zähnigen Formen recht wohl die Orthaliciden und Bulimuliden einbeziehen. Namentlich für *Orthalicus* ist die Übereinstimmung nach Pfeffers Zeichnungen groß, der Rhachiszahn ist einspitzig und noch leidlich spitz, darauf folgen entweder noch ein Paar ähnliche oder gleich ganz stumpfe Seitenzähne, die nach außen Ento- und Ectoconus unsymmetrisch und schwach abgliedern. Nach Fischer und Crosse hat *O. longus* gleich am Rhachiszahn noch neben der Basis eines stumpfen Mesoconus stumpfe Seitenzacken. Bei *Bulimulus* bleibt der Rhachiszahn schmal und klein, bald ein-, bald zwei-, bald dreispitzig. Die nächsten Zähne sind dreispitzig

Fig. 107.



Radula verschiedener Stylommatophoren. *A Achatina granulata. B A. (Perideris) alabaster. C Bulimulus Delattrei. D Orthalions Ferussaci.* **E** und **F** *Megaspiriden. E Megaspidra elatior. F Perrieria australis. G Chalepotaxis. H Papuina vexillaris. J Punctum Massoti. K Clausilia ventricosa. L Buliminus detritus. M Murella hospitans. N Rhachis zonata. O Amphidromus Kruijti. P Philomycus tarmes. l* Lateralzähne. *m* Marginalzähne. *r* oder *o* Rhachiszahn. (*A* und *B* nach Semper. *C* nach Fischer. *D* nach Strebel und Pfeffer. *E—H* nach Pilsbry. *J—L* nach Pollonera. *M* nach Hesse. *N—P* nach Fr. und P. Sarasin.)

mit asymmetrisch stumpfem Mesoconus, der Ectoconus verdoppelt und vervielfältigt sich oft nach dem Rande zu, so daß die äußersten Marginalzähne gesägt sein können. Der Wechsel ist nach den Arten reich genug.

Bei den Heliciden einschl. Arioniden, Philomyciden, Parmarion usw. verlängert sich die Schneide meist gar nicht oder wenig über den hinteren Rand der oblongen Basalplatte, der Mittelzahn ist dreispitzig, und wo er einspitzig erscheint, erkennt man oft genug noch an schwachen Einschnitten oder Ausbuchtungen die Verschmelzung des Mesoconus mit den Seitenzacken, die mithin nicht verschwinden, sondern in der Mittelspitze aufgehen, die Seitenzähne sind entweder drei- oder zweispitzig, und zwar letzteres auf Kosten bald des Ento-, bald des Ectoconus. Die Randzähne können auf der Außenseite Nebenzacken bekommen und mehrspitzig bis gesägt werden, die Dentikeln können schließlich wieder zurückgehen, so daß am äußersten Ende nur noch Reste der Basalplatte sich abheben, und zwar, wie immer, am vorderen Rande, wo die Schneide aufsaß. Die Zonitiden unterscheiden sich durch die stärkere Betonung der Hauptspitze an den Randplatten; sie wird länger und pfriemenförmig, und der Typus tritt um so klarer hervor, je mehr die Nebenspitzen schwinden. *Limax* möchte in dieser Reihe das Endglied klarer Entwicklung darstellen. Im allgemeinen gibt es unendliche Variationen, die sehr häufig nicht einmal in ihren Grundzügen für die Gattung stichhalten, so daß oft die Arten eines Genus mehr voneinander abweichen, als einander ferner stehende Genera. Einiges Charakteristische läßt sich vielleicht herausheben.

Bei den Patuliden oder Endodontiden sind die Spitzen meist gut getrennt, so hat *Endodonta* dreispitzige Rhachis- und Lateralzähne, die Marginalzähne sind gleichmäßig vierspitzig unter Abnahme der Dentikeln nach außen. *Flammulina* wechselt bereits nach den Untergattungen, der Rhachiszahn ist einspitzig, die Seitenzähne dreispitzig, die Marginalzähne lassen die Dentikeln an der kurzen Schneide allmählich verschwinden, bei *Thalassohelix* sind Seiten- und Randzähne zweispitzig, bei *Allodiscus* ist der Rhachiszahn dreispitzig (Suter). *Punctum conspectum* hat einen Rhachiszahn mit kurzer, dreispitziger Schneide, die anderen Zähne sind zweispitzig; bei *Punctum Massoti* ist der Rhachiszahn nach Pollonera schmal mit langem Mesoconus und eben an seiner Wurzel angedeutetem Ento- und Ectoconus, die übrigen Platten sind breit mit zwei langen Spitzen und mehreren Dentikeln an der Wurzel zwischen ihnen und außerhalb; offenbar sind hier je zwei Platten miteinander zu einer verschmolzen; ähnlich *Laoma*. *Patula* selbst hat den Mittelzahn drei-, die anderen zweispitzig.

Mesodon hat das gleiche Verhältnis, doch wird die Schneide nach dem Rande zu, wo noch die dritte Spitze wieder hervortreten kann, weit länger (Binney). *Conulus* hat den normalen dreispitzigen Rhachiszahn, dann fällt bei gleicher Form der Entoconus weg, schließlich werden die Lateralzähne wieder dreispitzig gesägt durch Verdoppelung des Ectoconus

Allerdings so bloß beim *C. tener* (Jacobi). Für *C. fulvus* sind nach Binney die zweispitzigen Marginalzähne besonders charakteristisch, und auch Semper zeigt den Rhachiszahn und die Lateralzähne ein-, die Marginalzähne zweispitzig. Also wieder ein Beispiel von starken Schwankungen bei nächst verwandten Spezies, teils in der Verschmelzung der Zacken in der Mitte, teils in der Dentikulierung am Rande. Das Verhalten von *C. tener* streift schon an das der eigentlichen *Helix*, bei denen durch Verstärkung und Verlängerung der oft mit dem Mesoconus verschmelzenden Seitenzacken namentlich der Rhachiszahn verstärkt wird, während an den kurzen Randplatten die Außenzacken oft zunehmen. Dazu gehören *Helix*, *Tachea*, *Helicella*, *Leptaxis*, *Epiphragmophora*, *Eulota*, *Eulotella*, *Aegista*, *Arianta*, *Dorcasia*, z. T. *Ganesella*, *Murella*, *Tacheocampylaea*, *Thysanophora*, *Camoena*, *Praticolella*, *Chloritis*, *Sagda*, *Camoenella*, *Phania*, *Albersia*, *Arion*, *Oopelta* u. v. a., wobei im einzlnen noch mancher Unterschied auftritt. Man kann wohl darauf aufmerksam machen, daß bei den europäischen Helixgruppen sich ein geographischer Unterschied bemerkbar macht. Die genauen Zeichnungen Bowells*) ergeben außer anderen Differenzen einen deutlich dreispitzigen Rhachiszahn mit zurücktretenden Nebenzacken bei den meisten britischen Arten, z. B. *Helix granulata*, *barbara*, *caperata*, *rufescens*, *hispida*, *sericea*, *virgata*, *arbustorum*. Bei *H. aspersa* und *H. pomatia* rücken die Nebenzacken weiter an den Mesoconus, bei *H. obvoluta* und ebenso bei den Tacheen *H. hortensis* und *nemoralis* wird der Mittelzahn dadurch einspitzig, daß die Schmelzschneide des Mesoconus sich verbreitert und die Nebenzacken mit umfaßt. Die gleiche Steigerung zeigen die mediterranen Gruppen *Murella* u. a. Man würde *Polygyra* hierher zu rechnen haben, wenn nicht ein Teil der Arten durchweg einen langen Mesoconus entwickelte. *Placostylus* bildet eine gleichmäßige Zahnreihe, nach außen zunehmend ein-, zwei- und dreispitzig mit geringen Einschnitten; ähnlich *Hadra*, doch manche Arten mit stumpferer Schneide.

Zu solchen Formen mit plumpen Zähnen, wie *Panda* und *Papuina*, im Anschluß an die Urocoptiden (s. o.), könnte man noch eine ganze Reihe von Gattungen stellen, z. T. aber nur einzelne Arten aus je einem Genus. So haben manche Pleurodonten das plumpe Gebiß, andere mehr das normale, bei dem der Rhachiszahn drei- oder durch Verschmelzung einspitzig ist, dann der Entoconus verschwindet, und der Ectoconus schließlich mehrspitzig wird. Ähnliche Schwankungen zeigt *Sagda*, wo nach Semper die Zähne der meisten Arten die plumpe Schneide haben, so daß alle nur den stumpfen Mesoconus erkennen lassen, während eine Spezies am Mittelzahn drei, an allen übrigen zwei Spitzen aufweist. Sonst könnte man noch *Planispira*, *Stylodonta*, *Anoglypta*, *Helicophanta*, *Acavus*, *Polymitra*, *Ampelita xystera*, *Oxychona*, *Helicostyla*, *Euhadra* und *Eurycampa* als

*) Proc. mal. soc. London. Letzte Jahrgänge.

Untergattung von *Cepolis* hierherstellen, wenn auch bei letzterer die Randzähne den Grundtypus noch etwas deutlicher zeigen. Auch von *Planispira* fällt noch eine Art, *Pl. zonalis* Fér., durch spitzere Zähne aus dem Rahmen der übrigen mit ihren stumpfen Schneiden heraus.

Die querstumpfe Schneide kehrt wieder bei *Amphidromus*, aber doch mit sehr starkem Wechsel im einzelnen. So ist allein bei den drei von Sarasins beschriebenen Arten der Rhachiszahn entweder ein- oder dreispitzig, die Seitenzähne gliedern den Ento-, die Randzähne auch den Ectoconus ab. *Rhachis zonulata* hat nach denselben die gleiche stumpfe Schneide an allen Zähnen, aber nur der Mittelzahn bleibt so einfach. Bei den Lateralzähnen tritt gleich an der Wurzel ein doppelter Ectoconus auf; er vervielfältigt sich nach außen zu, so daß der Außenrand der langen Marginalzähne grob gesägt wird. Dazu tritt aber ein neues Prinzip, insofern als die stumpfe Schneide namentlich des Rhachiszahnes sehr dicht dentikuliert ist, was wohl auf die Verschmelzung aus feineren Elementen deutet.

Kleine Heliciden scheinen die einzelnen Spitzen seltener zu der stumpfen Schneide verschmelzen zu lassen, so daß sich darin eine Abhängigkeit von der absoluten Größe des Tieres offenbart. *Vallonia pulchella* z. B. hat am Rhachiszahn die kurze, dreispitzige Schneide, dann verlängert sich der Mesoconus, aber die einzelnen Zacken bleiben erhalten, die wiederum verkürzte Schneide wird schließlich vielspitzig.

Arioniden und Philomyciden reihen sich den Heliciden an, meist auch mit Verkürzung der Randzähne. Aber wir stoßen sofort wieder auf Differenzen, insofern als die nordamerikanische Art nach Binney einen einspitzigen Rhachiszahn und im übrigen kurze zweispitzige Zähne hat, während die celebensische Art *Ph. tarmes* nach Sarasins einen symmetrisch zweispitzigen Mittelzahn aufweist (Textfig. 107 *P*).

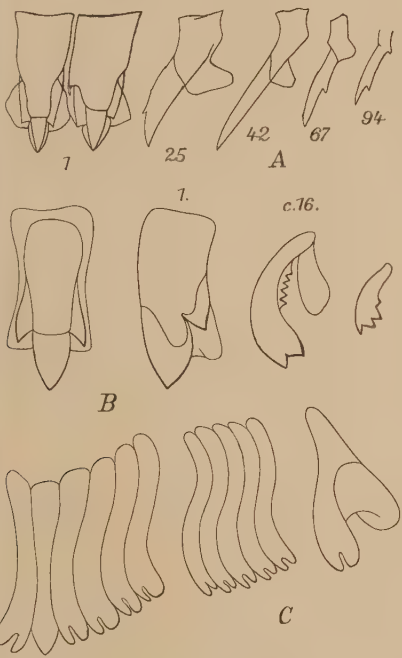
Das Wesen der sogenannten

Zonitiden

beruht namentlich auf der Verlängerung und Vereinfachung der Marginalzähne, doch ohne durchgreifende Regel. *Ariophanta*, *Microdon*, *Rhysota*, *Medula*, *Everettia* u. a. haben den Mittelzahn drei-, die Lateralzähne und Marginalzähne zweispitzig. Ähnlich *Parmarion*, doch meist noch mit dreispitzigen Lateralzähnen; und bei anderen *Rhysota*-Arten werden alle Zähne einspitzig. Einspitzig und lang werden die Marginalzähne bei *Zonites*, *Hyalina*, *Vitrina*, *Martensia* u. a. *Trochomorpha* hat wieder den Mittel- und die Seitenzähne ein-, die langen, pfriemenförmigen Randzähne zweispitzig. *Limax* beginnt mit regelrecht dreispitzigem Mittelzahn, die Randzähne sind schließlich pfriemenförmig mit oder ohne Nebenzacken; die schärfere oder stumpfere Schneide des Rhachiszahnes bedingt weiter die Gliederung in *Limax* und *Lehmannia*. Die Urocycliden schließen sich eng an. *Nanina* hat an den mittleren Zähnen eine scharfe lange Schneide.

nach außen zu werden die Zähne schmal und lang und endlich zweispitzig. Wie stark auch innerhalb dieser Gruppen der Wechsel bei verwandten Formen sein kann, zeigt vielleicht am besten *Helicarion*. Das Gebiß ist zunächst typisch, Rhachiszahn mit drei kräftigen Spitzen, dann verschwindet der Entoconus, allmählich werden die Zähne schlank und gleichförmig zweispitzig, die letzten Marginalzähne aber erhalten einen stark dentikulierten, gesägten Außenrand. Ganz anders das Subgenus *Leptodontarion*: alle Zähne sind schmal und lang und mit stumpfen Spitzen versehen, der Rhachiszahn ein-, alle übrigen zweispitzig (Textfig. 108).

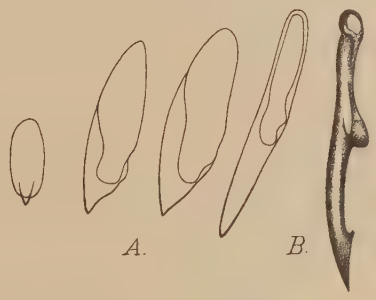
Fig. 108.



Radula von Zonitiden. *A Limax subalpinus. B Helicarion Idae. C Helicarion (Leptodontarion) albacuminatus.* (*A* nach Lessona und Pollonera. *B* und *C* nach Fr. und P. Sarasin.)

Von Interesse ist, daß auch die so abweichende *Thyrophorella* nach Girard in diese Gruppe gehört. Der Mittelzahn ist normal dreispitzig mit vorspringendem

Fig. 109.



Radulazähne von Raublungenschnecke. *A Streptoxis nautilus. B Testacella.* (*A* nach Fr. und P. Sarasin. *B* nach Lacuze-Duthiers.)

Mesoconus, bei den Seitenzähnen tritt der Entoconus, bei den Randzähnen auch der Ectoconus gleichwertig neben den Mesoconus.

Wir finden also bei den *Pupiden*, *Buliminiden*, *Achatiniden*, *Heliciden*, *Arioniden*, *Zonitiden*, *Naniniden*, *Urocycliden* usw. einen unendlichen Wechsel auf immerhin ziemlich einförmiger, gleichmäßiger Grundlage. Die Nahrung erklärt nur z. T. die Verschiedenheiten, zum mindesten reichen unsere Kenntnisse nicht aus (s. u.). Auffallend genug bleibt es, daß dieses Gebiß unterschiedslos so vielen Aulacopoden und Lissopoden gemeinsam ist, es entspringt eben der Grundlage einer mit sehr vielen gleichen, kurzen, einfachen Zahnplatten besetzten Radula.

Agnatha (Textfig. 109).

Es bedarf kaum der Erwähnung, daß das Raublungenschneckengebiß sich aus der allgemeinen Wurzel durch die Umbildung aller Zähne zu den pfriemenförmigen Randzähnen der Zonitiden herleitet, wobei nur der Ausschnitt auf der Rückseite der Schneiden bei manchen noch der Erklärung harrt. Daß der Mittelzahn bis zum Schwund verkümmert, entspricht nur der beinahe durchgehenden relativen Kleinheit dieser Platte. Die Verkümmerung führt in verschiedenen Gruppen unabhängig zum Schwunde, so daß einzelne Arten von *Ennea*, *Glandina* u. a. den Rhachiszahn haben, andere nicht.

Die Zahl der Zähne wechselt außerordentlich. Bei einer *Ennea*-Art sinkt sie nach Thiele*) bis zum Minimum von 15 in einer Querreihe herab, also so weit wie bei *Brachypodella* (s. o.). Einen besonderen Typus stellt nach demselben Autor *Edentulina* dar; zwar haben die Zähne sämtlich die gewöhnliche Pfriemenform, aber ihre Umwandlung besteht nicht in einer einfachen Zu- und Wiederabnahme von der Mitte nach außen, sondern in einem doppelten An- und Abschwellen. Bei *Ed. latula* fehlt der Rhachiszahn; jederseits liegen 20 Zähne, von denen die 5 ersten sehr schnell größer werden; der fünfte ist der kräftigste. Die nächsten 4 nehmen allmählich ab, dann aber steigt die Größe wieder und erst die 3 äußersten werden schnell kleiner.

Taylors Einteilung.

Taylor hat kürzlich den Versuch gemacht, die Pulmonaten in zwei große Gruppen zu teilen, die

Stenodontophora mit schmalen, und die

Eurydontophora (*Euryodontophora*?) mit breiten, oblongen Basalplatten.

Die *Stenodontophora* zerfallen weiter in

Acanthoglossa, die Raublungenschnecken mit Stachelzähnen, dazu etwa die Marginalzähne der Zonitiden,

Beloglossa, das Raubschneckengebiß mit dem Ausschnitt auf der Rückseite, wodurch die Spitze pfeilförmig wird zum besseren Festhalten der lebenden Beute,

Echinoglossa, dazu *Physa* und *Chilina*;

die *Eurydontophora* bilden vier Gruppen:

Pycnoglossa, das allgemeine Gebiß der Pulmonaten, speziell *Helix*,

Zeugoglossa, mit zweispitzigem Rhachiszahn wie bei *Planorbis corneus*; die übrigen Zähne können ebenso zweispitzig sein oder kammförmig nach dem Acanthoglossentypus; dazu besonders australische *Bulinus*,

*) Thiele, Mollusken der deutschen Zentralafrika-Expedition. In: Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Zentralafrika-Expedition 1907—1908 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzog zu Mecklenburg. Band III. Zoologie.

Myriaglossa, viele Zähne, in der Mitte drei-, sonst zwei oder dreispitzig wie bei *Helix pygmaea*,

Dichoglossa, mit zweispitzigen Lateralzähnen, der Rhachiszahn dreispitzig, die Marginalzähne einspitzig, acanthoglossat; *Hyalina, Limax etc.*

Schon der Umstand, daß bei vielen Limaxarten die Randzähne Nebenspitzen haben, zeigt die Schwierigkeit der Anwendung dieser Klassifikation. Beiläufig gebe ich die Formel einer solchen Radula von *Hyalina alliaria*, nach Taylor,

$$\frac{30+1}{1\quad 2}+\frac{4}{2}+\frac{1}{3}+\frac{4}{2}+\frac{1+30}{2\quad 1}\times 35=2485.$$

Die Nenner bedeuten, daß der Rhachiszahn drei-, die Lateralzähne und der erste Marginalzahn zwei-, die übrigen Marginalzähne einspitzig sind.

Jacobi würde dieselbe Formel ausdrücken:

$$35+1+35=\frac{\mathrm{C}}{3}+\frac{4\,\mathrm{L}}{2}+\frac{1+30\,\mathrm{M}}{2\quad 1}.$$

Ursächliche Beziehungen der Radula.

Der nach vorn konkave Winkel der einzelnen Querreihe, der bei der Radula der Raublungenschnecken am spitzesten wird, erklärt sich aus den besonders starken Retraktoren, welche hier an der Radulascheide anfassen; ihre Wirkung verengert zudem die Rinne am stärksten und läßt nur den schmalen Randzähnen Raum, so daß auch die Form der Schneiden auf Pfeffers Prinzip (s. o.) zurückgeführt werden kann. Das wird noch klarer durch die prosacanthe Radula von *Physa*. Hier wird die Mitte der Raspel am weitesten nach vorn gezogen, so daß der Winkel, den die Querreihen bilden, am weitesten nach vorn vorspringt. Dementsprechend ist der Rhachiszahn der größte von allen, da ihm der meiste Raum zur Verfügung steht. Die Vermutung drängt sich auf, daß wenigstens in vielen Fällen die verschiedene Form der Zähne mit der Form der einzelnen Querreihe in Beziehung steht.

Das entgegengesetzte Extrem, die dicken, plumpen Seitenzähne von *Brachypodella*, hängen wohl mit anderer Ernährung zusammen, mit dem Abschaben der Algen und Flechten von Rinde und Fels. Hier erfolgt die Verdickung, wie etwa bei Schwielen, in unmittelbarer Anpassung an den äußeren Druck, wozu die Docoglossen als Parallele gelten können. Die Vergrößerung einzelner Zahnplatten geht also vom Vorderende aus und schiebt mechanisch die Radulapapille, die unter keinem besonderen Muskeldruck steht, mechanisch nach hinten aus dem Pharynx heraus und in die Leibeshöhle hinein.

So lassen sich wenigstens die stärksten Gegensätze dem mechanischen Verständnis nähern. Die unendliche Mannigfaltigkeit im einzelnen, die man nach der Literatur beliebig weiter ausführen könnte, harrt noch der Erklärung. Sie scheint von untergeordneter physiologischer Bedeutung und nur geringem Wert für die Systematik.

Unregelmäßigkeiten der Radula.

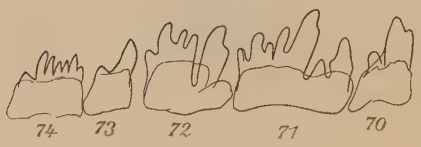
Abweichungen von dem normalen Bild, welches die Zähne streng symmetrisch zur Mittelreihe gruppiert, sind sehr häufig. Man kann sie wohl in vier Kategorien ordnen:

α) Krankhafte Kümmerungen eines Zahnes, die sich natürlich in allen aufeinanderfolgenden Reihen wiederholen, scheinen kaum beschrieben. Oft dagegen geht die Verwachsung zweier Zahnplatten durch die ganze Länge der Raspel durch. Man kann sie als Beweis nehmen für die Leichtigkeit solcher Verschmelzungen und für die Richtigkeit der Deutungen, welche so oft normale Platten aus Verschmelzung mehrerer Elemente erklärt (s. o.). Bei den Janelliden führt Glamann die wechselnde Zahl der Dentikeln an den Schneiden auf Verschmelzung zurück.

β) Als Hemmungsbildung wird man es ansehen dürfen, wenn ein Rhachiszahn statt der starken einfachen Schneide die dreispitzige zeigt mit vorspringendem Mesoconus (s. o.). Solche Fälle, noch wenig verfolgt, sind von phylogenetischem Interesse.

γ) Asymmetrien kommen oft vor, werden aber meist wenig beachtet. Bei Abbildungen, welche den Eindruck größter Genauigkeit machen, ist häufig genug die Basalplatte des Mittelzahns und seiner Nachbarn nichts weniger als symmetrisch, die eine Ecke ist stumpf, die Gegenecke springt spitz vor und dergl. Erwähnt werden erst die groben Asymmetrien an der Schneide, wie der Rhachiszahn von *Amphidromus*, dem die eine Nebenspitze fehlt; ebenso von *Dendrolimax leprosus*.*) Und es ist wohl kein Zufall, daß Plate gerade bei Athoracophoriden einen Mittelzahn aus der ganz unsymmetrischen Verschmelzung der beiden ersten Lateralzähne entstehen läßt. Denn hier ragt die Radula schief aus dem *Pharynx* heraus, und es fehlt auch nicht an Asymmetrie in der Kieferbildung. Hier scheinen Folgen der Torsion auf die Mundwerkzeuge vorzuliegen, bei denen indes der genauere Zusammenhang noch klarzulegen bleibt.

Fig. 110.



Aus der Radula eines Riesenexemplares von *Helix pomatia*. (Nach Heynemann.)

δ) Eine Unregelmäßigkeit in der Reibplatte der Weinbergschnecke hing mit Riesenwuchs zusammen. Eine erwachsenes Exemplar hatte offenbar einen Winter überstanden, der die gleichalterigen normalerweise tötete. Der neue Schalenansatz im Frühjahr zeitigte eine Form von Riesenwuchs, die sich sprungweise vollzog und dementsprechenden Ausdruck in der Radula fand. Statt der normalen Größe von 10 mm Länge und 5 mm Breite mit 139 Längs- und 176 Querreihen hatte sie jetzt bei 16 mm Länge ca. 160 Längs- und 250 Querreihen, unter nur geringerer Zunahme

*) *C. Pollonera, Molluschi Stylommatophora. Ruwenzori, Relazioni scientifiche.*

der Breite. Die Vermehrung der Zähne war keine regelmäßige, sondern hier und da war eine Längsreihe eingeschoben von großen und unregelmäßigen Zahnplatten, in Textfig. 110 sind 70 und 73 normale, 71, 72 und 74 interpolierte Riesenplatten.

Fig. 111.

Fraßspur von *Helix aspersa*. (Nach B. B. Woodward.)

Gebrauch der Radula. Fraßspur.

Schon die verschiedene Richtung des Winkels, den die Hälften der Radula miteinander bilden, deutet auf Verschiedenheiten in der Bewegung der Raspel. So stoßen die Planorben nach Sterki die Radula in der Richtung von hinten nach vorn vor, *Physa* bewegt die Seiten gegen das Zentrum, *Limnaea* kombiniert beide Bewegungen. Die Spur, welche die Schnecken etwa beim Abschaben des Algenbelags von einer Glaswand hinterlassen, richtet sich danach; sie zeigt außerdem, daß die Schnauze beim Vorwärtskriechen regelrecht hin und her pendelt, je nach den Arten mit wechselndem Ausschlag (B. B. Woodward).

e) Die Speicheldrüsen.

(XVII, 5—10, 15, 17, XVIII, 1, 2, 5, XIX, 9, 11.)

Ob man mit neueren Autoren „Buccaldrüsen" vorziehen will, scheint gleichgültig, da auch die Aufgabe der Speicheldrüsen bei den Wirbeltieren keineswegs lediglich in der Stärkeverdauung liegt. Es sind stets zwei vorhanden oder doch stets zwei Ausführgänge, denn die Drüsen selbst können zu einer verschmelzen.

Die Speichelgänge verlaufen mit dem Ösophagus durch den Schlundring, außer bei den Vaginuliden und Oncidiiden, wohl aber bei Atopos, so daß die Soleoliferen in dieser Hinsicht nicht einheitlich dastehen. Daß sie bei Formen, wie *Otina*, wo der Schlundring vor dem Ösophagus liegt, nicht hindurchtreten, fällt selbstverständlich nicht unter die Ausnahmen.

Die Drüsen sind bei den meisten Basommatophoren bandförmig schmal und ziemlich lang, nicht gelappt. Ja im einfachsten Fall, bei *Gadinia*, sind es nur 2 Säcke von halber Pharynxlänge, die hinten neben dem Ösophagus in den Schlundkopf einmünden. Erst bei *Auricula* erhalten sie schwach gelappte Umrisse nach Pelseneer. Plate zeigte, daß die einzelnen Drüsenschläuche in fiederartiger Anordnung einmünden. *Siphonaria* hat sie offenbar schon verbreitert, zwar nicht bei *S. gigas* nach Haller, aber bei anderen Arten nach Köhler, der ihre unsymmetrische Gestalt lediglich aus dem mehr zufälligen Eindringen in leere Räume zwischen den Eingeweiden erklärt, wie sie bei den Limnaeiden mehr in rundlichen Massen auftreten. Bei den Oncidiiden herrschen etwas differierende Typen. *Oncidiella* allein hat einen schmalen langen Gang, dem seitlich in beliebigen Abständen die Drüsenlappen ansitzen; dazu ist das

Hinterende durch Bindegewebe an den Schlundring befestigt (Plate). *Oncidium*, *Onci*-, *Oncidina* und *Peronina* dagegen haben kompakte, rundliche Speicheldrüsen, indem die Endschläuche und -lappen der baumförmig verästelten Drüse eng nebeneinander liegen und höchstens an der Oberfläche faserig auseinanderstehen; sie steigen seitlich vom Ösophagus zur Fußfläche herab und sind nicht am Schlundring befestigt. *Vaginula* hat zwei ähnliche Typen, entweder den kompakten, der auch durch die graugelbe Farbe auffällt, oder eine zweite Form, die man auf *Oncidiella* zurückführen möchte, eine reich verzweigte Traube mit getrennten Läppchen, dazu rein weiß (Simroth).

Bei den Stylommatophoren dehnen sich die Organe meist in die Fläche aus, wiewohl sie auch dick genug sein können. Oft senden sie verzweigte Lappen aus, die sich ober- oder unterhalb des Schlundes bis zur Berührung einander nähern und ganz miteinander verschmelzen können. Bei *Paryphanta* verschmelzen sie zu einer länglichen, sattelförmigen Masse über dem Kropf (Beutler), bei den Glandiniden bilden sie oft einen geschlossenen Ring um den Ösophagus (Strebel). Sehr häufig, z. B. bei anderen Agnathen, sind sie asymmetrisch, die linke ragt weiter nach hinten oder liegt in einer anderen Ebene als die rechte und dergl., wobei der Anteil, der auf die Detorsion fällt, von der Verdrängung durch die Geschlechtswerkzeuge schwer zu scheiden ist. Durch Bindegewebe und Gefäße sind sie dem Darm angeheftet.

Die Speichelgänge münden dicht neben oder etwas vor dem Ösophagus in den Pharynx. Bemerkenswert ist, daß sie nach Glamann bei Janelliden nicht in dieselbe Querebene fallen, in Übereinstimmung mit anderen Asymmetrien gerade dieses Schlundkopfs (s. o.). Die Mündung wird nach Nalepa bei *Helix* von einer hirsekorngroßen, in der Wandung des Pharynx eingeschlossenen Drüsenmasse, der Nebenspeicheldrüse, umgeben.

Ferner gibt Nalepa an, daß jede Speicheldrüse vom Buccalganglion einen mächtigen Nerven erhält, der an den Speichelgängen aufsteigt und sich in Zweige auflöst, welche den Ausführgängen zweiter und dritter Ordnung folgen. Große sympathische Ganglienzellen sind eingelagert.

Im großen und ganzen glaube ich aus der Durchsicht der Abbildungen den Eindruck zu gewinnen, daß die Speicheldrüsen bei den herbivoren Formen lockerer sind und sich viel häufiger in einzelne Lappen zerteilen, als bei den Agnathen, die durchweg eine schärfer umrissene Form zeigen.

Histologischer Bau. Funktion.

Die Speicheldrüsen bestehen aus großen Drüsenzellen, die sich um die oft bis zu scheinbarem Verschwinden zusammengedrückten Ausführgänge gruppieren. Da diese nicht von Epithel eingekleidet sind, so haben die Sekretzellen als solches zu gelten. Erst der einheitliche, freie Speichelgang außerhalb der Drüsenmasse enthält ein kubisches Epithel. Sieboldts

Angabe, daß es wimpere, wird von allen neueren Autoren bestritten. Außer Bindegewebe kann hier noch Muskulatur hinzutreten, bei *Paryphanta* nach Beutler einzelne Längsmuskelzüge, welche das Epithel in Längsfalten emporheben, darum außen ein Filz von Ringfasern. Bei *Helix pomatia* soll der Gang von einer feinen elastischen Membran eingehüllt sein (Pacaut und Vigier). Die Raubschnecken spritzen das Sekret wohl stärker aus. Die Nebenspeicheldrüsen bestehen ebenso aus einzelligen Drüsen, die, phiolenförmig, hier mit verlängerten Hälsen das Epithel durchbrechen, in dicker Lage vor, in geringer Entwicklung hinter dem Ende des Speichelgangs.

Der Bau der Drüsenzellen ist mehrfach untersucht worden, in neuerer Zeit von Bergonzini, Nalepa, Rina Monti u. a., namentlich aber von Pacaut und Vigier, denen wir hier zu folgen haben, wenn auch die Weinbergschnecke das ausschließliche Objekt der Untersuchung bildet. Rina Monti hatte bereits unter Berücksichtigung des aktiven und des Hungerzustandes und der durch Pilocarpin hervorgerufenen Veränderungen drei verschiedene Zellformen nachgewiesen, die am meisten gehäuften Schleimdrüsen, die mehr vereinzelten granulösen Zellen, die wohl das Ferment liefern, und transparente Zellen. Das Pilocarpin bewirkte noch hydropische und nekrotische Zellen. Die Bedeutung der transparenten Zellen blieb danach unklar. Pacaut und Vigier kommen zu einer schärferen Einteilung und bestimmterem Verständnis. Die Histologie lehrt danach in den Speicheldrüsen fünf verschiedene Zellformen kennen, die alle durcheinander gemischt die Ausführgänge umgeben. Die Frage, ob darin verschiedene Ausbildungsstufen eines und derselben Elements vorliegen, oder ob den mikroskopischen Differenzen verschiedene Aufgaben entsprechen, wird dahin beantwortet, daß die fünf Elemente zu zwei verschiedenen Entwicklungsreihen gehören. Die Elemente sind folgende:

a) punktierte Zellen, deren dichtes Cytoplasma nur kleine Vacuolen und eine sehr feine Punktierung aufweist,

b) alveoläre Zellen, deren schaumiges Plasma sich nur schwach färben läßt,

c) granulöse Zellen, mit vielen stark lichtbrechenden und stark färbbaren Körnchen beladen,

d) cystische Zellen mit einer großen Vacuole, die den Kern zur Seite drängt; sie enthält das Produkt der mehr oder weniger aufgelösten Körnchen, und

e) mucöse Zellen, deren Cytoplasma sich auf Scheidewände zwischen zahlreichen Vacuolen beschränkt und Mucinreaktionen gibt.

Chromophile Substanzen finden sich hauptsächlich in den punktierten und alveolären. Sie umgeben zunächst die exzentrischen Kerne als Kalotte auf der der Zellmitte zugewendeten Seite. Dann lösen sie sich ab und ballen sich kuglig zusammen, so daß konzentrische Schalen oder Bänder einen klareren Innenraum umschließen. Solche Parasomen entsprechen

ganz den Vorgängen bei der Dotterbildung in der wachsenden Oocyte, dem Nebenkörper im Spinnenei u. dergl. Sie können sich zum Teil wieder auflösen, so daß nur einzelne Bänder übrig bleiben. Die Parasomen hängen mit dem Wachstum der Zellen zusammen, gleichgültig, welches das Endprodukt sei, sie kommen bei Schleim- wie bei Fermentzellen vor. Zu den ersteren, den Mucocyten oder Schleimzellen, gehören die punktierten und die mucösen Elemente *a* und *e*, zu den Fermentzellen oder Zymocyten die alveolären, granulösen und cystischen *b*, *c* und *d*. Die Schleimzellen beginnen also mit einem punktierten Stadium. Der Kern hat besonders bei überwinternden Tieren seine Calotte von Ergastoplasma. Die Punkte werden immer dichter in den Maschen des Plasmanetzes, in dessen Knotenpunkten sie sich zu Körnchen vergrößern; das Hyaloplasma in den Maschenräumen geht immer mehr in Schleim über, in jeder Kugel von der Peripherie nach der Mitte zu fortschreitend, die Schleimkugeln wachsen und fließen zusammen. Der Kern wird dabei an die Seite gedrückt und verliert sein Chromatin mehr und mehr, seine Membran faltet sich ein. Endlich wird der Schleim in den Ausführgang entleert, entweder direkt oder in Form eines schlanken Fortsatzes, je nachdem die Schleimzelle ihm näher oder ferner liegt. Schließlich verliert sich der Stiel, der Kern schwillt wieder an, bekommt seine Calotte, und das Spiel beginnt von neuem, oder die Zelle ist erschöpft und verschwindet.

Anders die Fermentzellen. Sie entstehen durch amitotische Teilung. Durch ihr mit Calottenbildung verbundenes Wachstum drängen sie Bindegewebe und Muskulatur zurück, die nun eine Scheide bilden. Jene Körnchen wachsen und werden zymogen, bis sie schließlich Wasser aufnehmen und sich auflösen zu dem Ferment, das entleert wird. Da nun die Körner entweichen, bleiben zunächst ihre Stellen erhalten, und die Zelle erscheint alveolär. Der Kern nimmt dann wieder sein gewohntes Aussehen an mit den Nucleolen, die er verloren hatte, bildet eine neue Calotte, die sich als Parasoma ab- und in peripherische Bänder auflöst, und der Vorgang der Exkretion wiederholt sich. Bei gesteigerter Sekretion scheint eine Abänderung vorzukommen, so daß die Körnchen klein bleiben. Hier scheint der Übergang zu liegen zwischen Ferment- und Schleimzellen. Die cystische Zelle entsteht aus der gewöhnlichen Fermentzelle lediglich durch eine veränderte Lage; sie befindet sich in der Tiefe und kann nur durch einen schmalen Fortsatz entleert werden; dadurch wird das Sekret zurückgehalten und bildet die Alveole. Wenn der Fortsatz obliteriert, kann sich die Sekretzelle nicht wieder erholen und wird zu einer Leydigschen Zelle. Solche Zellen können also auch dem Ectoderm entstammen. Die Zellen in sekundären Speicheldrüsen oder Nalepaschen Drüsen verhalten sich genau wie die in der eigentlichen Speicheldrüse. Schleim und Ferment werden gebildet. Das Ferment hat nur die Aufgabe, Stärke in Zucker zu verwandeln, ist also ein diastatisches. Alle Untersuchungen, ob es auch Eiweiß zu lösen vermöchte, allein oder in Verbindung mit einem

anderen Sekret, ergaben ein negatives Resultat. Auch Cellulose wird nicht angegriffen.

Die Fermentzellen überwiegen im Zustande des Hungers und des Winterschlafs. Winterschlafende Tiere wurden schon deshalb verwendet, um das Glycogen, das dann verbraucht ist, auszuschalten als Fehlerquelle. Die Resultate gelten zunächst nur für Helix.

Es bleibt wohl zu untersuchen, ob das diastatische Ferment auch den Raublungenschnecken, bei denen man es weniger vermuten sollte, zukommt.

f) Verlauf und Gliederung des Darmes (Mitteldarmes).

1. Allgemeines.

Vom Darmkanal existieren viele Schilderungen seit Cuviers grundlegenden Monographien. Gleichwohl ist es nicht ganz leicht, eine klare Übersicht zu gewinnen, namentlich in bezug auf die Charakterisierung des Magens. Die Arbeit von Biedermann und Moritz hat gezeigt, daß der Hauptteil der Verdauung, sowohl die chemische Verarbeitung, d. h. die Lösung der Nahrungsstoffe, als die Resorption, innerhalb der Leber stattfindet. Vorläufig gilt diese Bestimmung für die vegetabilische oder höchstens die gemischte Kost, für die reine Carnivorie steht sie noch aus. Aber es scheint aus ihr zu folgen, daß alle die früheren Begriffe Magen, Kropf, Gallengänge, Gallenrinnen hinfällig werden samt allen aus ihrer Struktur abgeleiteten Folgerungen der Histologie. Statt Lebern wird neuerdings wohl der Ausdruck „Darmsäcke“ oder „Mitteldarmsäcke“ vorgezogen. Die Wahrheit liegt wohl auch hier in der Mitte. Wenn diese Erweiterungen die Hauptsache der Arbeit leisten bei der Ausnutzung der Nahrung, so geht doch schon aus dem wenn auch geringen Anteil des Speichels an diastatischem Ferment hervor, daß die Verdauung bereits in der Pharynxhöhle beginnt. Ebenso kommt man wohl kaum um die Annahme herum, daß beträchtliche Verlängerung des Darmrohrs hinter der Leber mit einer vielleicht mäßigen, jedoch vorhandenen Ausnutzung des Chymus ursächlich zusammenhängt. Man wird also wohl gut tun, die eingebürgerten morphologischen Bezeichnungen beizubehalten mit der Reservatio mentalis, daß die physiologische Differenzierung noch nicht so weit gegangen ist, wie bei den gleichnamigen Organen der höheren Wirbeltiere.

Eine andere Schwierigkeit besteht in der Deutung von allerlei Annexen, Blindschläuchen, die sich bald in der Nähe der Lebermündungen, also des Magens, bald gegen den After am Rectum finden. Sie sind zum großen Teil noch problematischer Natur und fordern zu allerlei Vergleichen und Hypothesen heraus, die vorläufig mit Vorsicht ausgesprochen werden müssen. Sie liegen meist, wie bei fast allen Organen, die keine klare physiologische Deutung zulassen, in phylogenetischer Richtung, welche sie als Erbteile früherer Zustände auffassen möchte oder doch nach Vergleichen und Anknüpfungspunkten bei anderen Weichtieren sucht.

Der Darmkanal bewegt sich im wesentlichen zwischen zwei Extremen, die mit der Kost zusammenhängen. Er ist am kürzesten bei den Raubschnecken, so zwar, daß er bei *Atopos* nur eine kurze U-förmige Schlinge bildet, und am längsten bei den Sandfressern, welche mit der aus organischem Detritus, Diatomeen u. dergl. bestehenden Nahrung zugleich Sandkörnchen mit aufnehmen. Sie bedingen gleichzeitig muskulöse Wandverstärkung und teilweise komplizierte Magengliederung. Die Zwischenstufen dürften den einfacheren Magen der meisten Landformen in ähnlicher Weise auf die Hartteile und den damit verbundenen Ballast vegetabilischer Substanzen beziehen lassen.

Weit mehr Schwierigkeiten macht die Leber, die bald in der Ein-, bald in der Zwei-, bald in Dreizahl auftritt. Der Numerus geht im allgemeinen parallel mit der Darmlänge, insofern als bei *Atopos* nur eine vorhanden ist, bei den stärksten Sandfressern, den Oncidiiden, aber drei. Von diesen drei münden zwei nahe beieinander in den Darm und können als Antimere aufgefaßt werden, als eine rechte und linke Vorderleber. Die dritte wird ihrer Lage nach gewöhnlich als Hinterleber bezeichnet, sie mündet in den Fundus des Magens oder in die entsprechende, abgegliederte Magenabteilung, auf unseren Magen bezogen gewissermaßen in die große Curvatur, während die beiden anderen sich mit der kurzen konkaven Seite verbinden. Da könnte man ebensogut die beiden Vorderlebern als eine nehmen und sie der Hinterleber als Antimer gegenüberstellen. In diesem Falle hätte man also die beiden Vorderlebern, aus einer durch nachträgliche Teilung entstanden, entweder als die rechte oder als die linke anzusehen, was bei der Aufwindung des Darmkanals schwer zu entscheiden wäre, und ihre Lagerung zu beiden Seiten des Darms einfach aus bester Ausnutzung des Raumes in der Leibeshöhle zu erklären. Die Frage erhält dadurch erhöhtes Interesse, daß bei der gewöhnlichen Zweizahl der Leber keineswegs immer deutlich hervortritt, ob es sich um zwei Vorderlebern oder um eine Verder- und eine Hinterleber handelt.

Auffällig genug ist es, daß die stärksten Gegensätze, kürzester Darm mit einfacher, und längster Darm mit dreifacher Mitteldarmdrüse systematisch nebeneinander liegen, bei den Soleoliferen nämlich, von denen *Atopos* den ersten, die Oncidien den zweiten Typus darstellen.

Atopos ist auch die einzige Form, bei welcher der Beginn des Mitteldarms auf Schwierigkeiten stößt, insofern der Ösophagus sich mit dem Mundrohr vor dem Pharynx verbindet (Textfig. 112). Das andere Ende, der After, ist überall mit dem Pneumostom, soweit eine Lunge vorhanden, verbunden, zum mindesten mit der Niere. Allein für *Auricula myosotis* behauptet Pelseneer, daß er noch innerhalb der Lungenhöhle liegt, während ihn Plate bei der Auriculide *Pythia scarabaeus* ins Pneumostom verlegt. Man könnte daran denken, daß sich's um eine Verkürzung des Lungenendes handelt, und daß das Pneumostom somit schon als kurze Kloake aufzufassen wäre, wie das Ende des Rectums sich bei *Vaginula* mit dem

Erklärung von Tafel XV.

Nervensystem von Basommatophoren und Soleoliferen.

Hierzu Taf. XIII Fig. 1.

Blau: Visceralganglien und -nerven. Braun: Pedalganglien und -nerven.

Fig.

1. und 2 Schlundring von *Limnaea stagnalis*:

1. Die Pedalcommissur ist durchschnitten, die Pedalganglien sind zur Seite geschlagen.
2. Die Visceralganglien sind abgetragen.

st Statocyste. *V* Cerebralganglien. *v* dessen Commissurallappen. *X* Pedalganglien. *x* Oberer Lappen der Cerebralganglien. *Y* Buccalganglien. *y* Spezifischer Sinneslappen. *Z* Abdominalganglion. *Zd'* rechtes Pleuralganglion. *Zd''* rechtes Parietal- oder Supraintestinalganglion. *Zg'* linkes Pleuralganglion. *Zg''* linkes Parietalganglion. 1—9 Nerven der Cerebralganglien. 1—5 in Blau Visceralnerven. I—VI Pedalnerven.

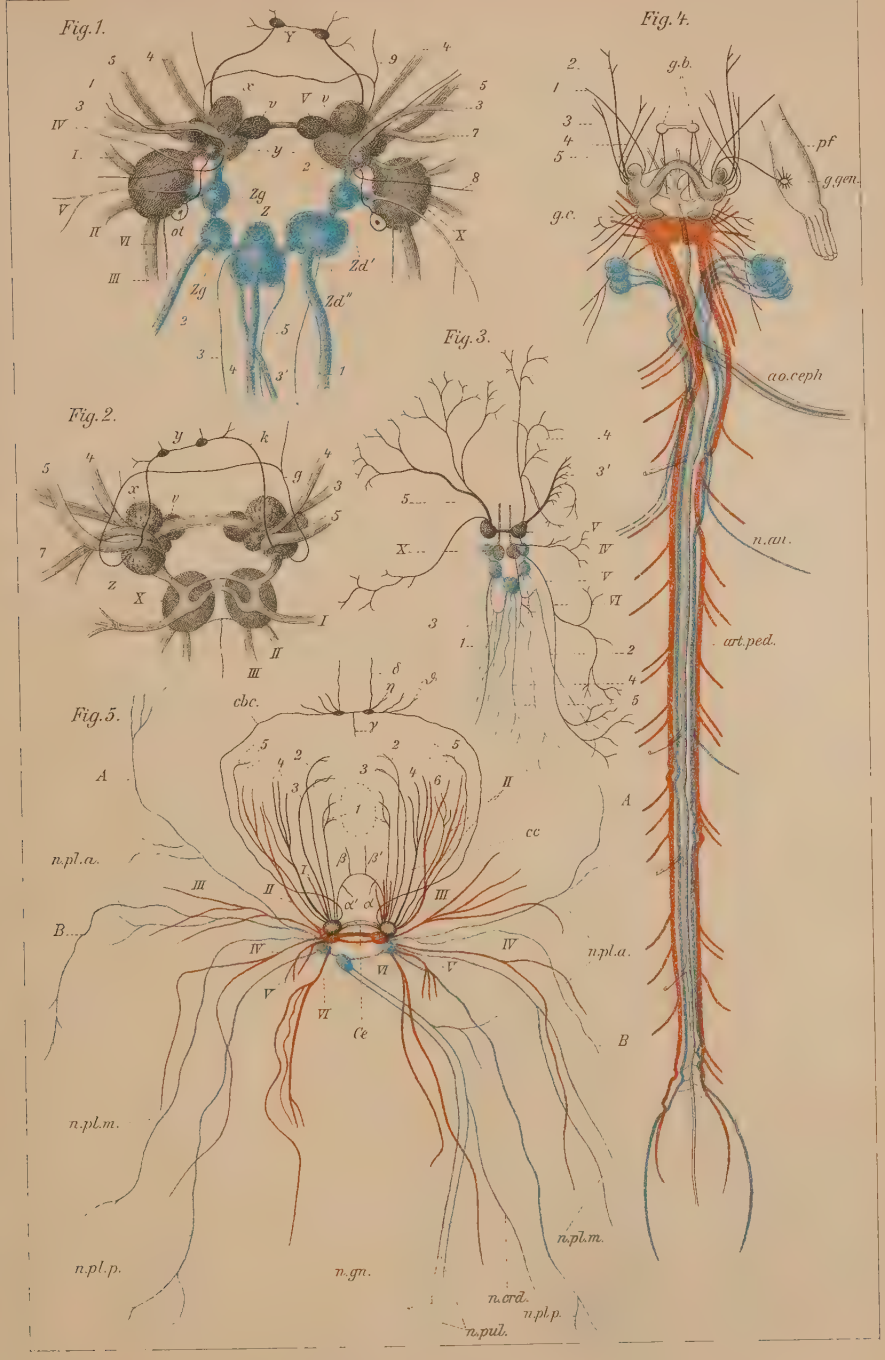
3. Schlundring von *Planorbis corneus*. Bezeichnung wie vorher.
4. Nervensystem von Vaginula Hedleyi Srth. Die Visceralkette ist durchgeschnitten und auseinandergelegt.

ao. ceph Kopfaorta. *art. ped.* Fußarterie. *gb* Buccalganglien. *gc* Die oberen Teile der Fußganglien, die mit den Pleuralganglien unkenntlich verschmolzen sind. *g. gen* Genital- oder Penisganglion. *n. an* Analnerv. Mit der Aorta cephalica der Intestinalnerv. 1—5 Cerebralnerven. 1 Ommatophorennerv. 2. Nerv des kleinen Tentakels. 3 Nerv zur Kopfhaut, 4 und 5 zum Mundumfang. Schwarz sind außerdem die Hals- oder Epipodialnerven.

5. *Oncidium Meriakrii* Stantsch. Nervensystem.

cbc Buccalconnectiv. *Cc* Cerebralcommissur. *cc* Subcerebralcommissur. α und β hintere und vordere Nerven der Subcerebralcommissur. γ Nerv zur Radulascheide. δ und η Oesophagusnerven. ϑ Pharynxnerven. 1 Nervus oralis. 2 *N.* nuchalis. 3 N. frontalis. 4 *N.* labialis. 5 N. tentacularis. 6 N. penis. I N. pedalis anterior internus. II *N.* pedalis anterior externus. III *N.* pedalis medius anterior. IV N. pedalis medius posterior. V N. pedalis posterior externus. IV N. pedalis posterior internus. Aus den Pleuroparietalganglien entspringen jederseits: *n. pl. a. N.* pleuralis anterior mit den großen Ästen *A* und *B. n. pl. m.* N. pleuralis medius. *n. pl. p. N.* pleuralis posterior. Aus dem Abdominalganglion entspringen zwei Nerven: *n. pul.* N. pulmonalis und Nervus cardio-genitalis, der einen Ast zu den Verdauungswerkzeugen abgibt und sich dann gabelt in den *n. card.* Herznerv und *n. gen.* Genitalnerv.

Fig. 1, 2 und 3 nach Lacaze-Duthiers. 4 nach Simroth. 5. nach Stantschinsky.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel XVI.

Schnitte durch den Schlundring.

cch Bipolare Ganglienzellen.
ccp Cerebropedalconnectiv.
ccv Cerebrovisceralconnectiv.
cg Kleine chromatische Ganglienzellen.
ci Ganglienzellen zwischen den Markmassen des Procerebrums.
cm Mittlere Ganglienzellen.
cp Kleine Ganglienzellen.
cs Feste, symmetrische Ganglienzellen.
cv Riesenzellen.
fa Aufsteigendes vorderes Bündel des Ommatophorennerven.
fp Aufsteigendes hinteres Bündel des Ommatophorennerven.
fpd Direktes Pyramidenbündel.
lp Cerebropedallappen.
lv Cerebroviscerallappen.
mc Commissuralmasse des Mediocerebrums.
me Äußere Markmasse.
mi Innere Markmasse.
mt Terminale Markmasse.
nle Äußerer Lippennerv.
nli Innerer Lippennerv.
mln Mittlerer Lippennerv.
nop Opticus.
npe Äußerer Circumtentakelnerv.
npi Innerer Circumtentakelnerv.
nt Ommatophorennerv.
ot Statocyste.
ra, *rd*, *rm*, *rp* vordere, obere, mittlere, untere Wurzel von Visceralnerven.
rmt Centrifugale Wurzel des Buccalconnectivs.
rst Centripetale Wurzel des Buccalconnectivs.
St Buccalconnectiv.
Z Wurzel des Statocystennerven im Hirn.

Fig.
1—8. Aus dem Schlundring von *Helix aspersa*.
1—3 Aus einer Schnittserie durch das obere Schlundganglion.
4 und 5. Aus anderen Schnittserien durch dasselbe.
6 und 7. Schnitte durch die Pedalganglien.
8. Schnitt durch die Visceralganglien.
9. Schnitt durch die oberen Schlundganglien von *Zonites algirus*.
10. Schnitt durch das linke obere Schlundganglion von *Arion empiricorum*.

Nach Nabias.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung Leipzig.

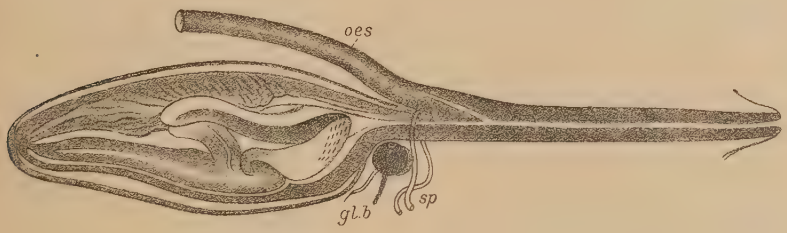
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Harnleiter verbindet, der doch ebenfalls sonst im Pneumostom mündet, und damit ohne weiteres als Kloake gilt.

Histologisches.

Zum Verständnis des inneren Reliefs bei den nachfolgenden Beschreibungen mag noch die allgemeine Regel von dem Verlauf der Muskulatur in der Darmwand vorausgeschickt werden. Klarer noch, als beim Pharynx, tritt die Verteilung hervor, die Längsmuskelfasern liegen innen, dem Darmepithel zu, die Ringmuskelfasern bilden die äußere Schicht nach der Leibeshöhle zu. Daraus scheint ohne weiteres das Vorwiegen innerer Längsfalten sich zu ergeben, denn sie entstehen wohl rein mechanisch durch den Zug mehr in einzelne Bündel gesonderter Längsfasern. Verstärkung der Ringmuskelschicht bedingt umgekehrt Einschnürungen des Darms, wobei zumeist die inneren Längsleisten verstreichen und an ihrer Stelle häufig eine Querfalte ventilartig vorspringt. Es versteht sich beinahe von selbst, daß diese Regel nur für das allgemeine Schema gilt, und daß das

Fig. 112.



Pharynx und Mundrohr von *Atopos*. *gl.b* Buccalganglien. *oes* Oesophagus. *r* Radula. *sp* Ausführgänge der Speicheldrüsen. (Nach Simroth.)

Bedürfnis im einzelnen Verstärkungen und Ausnahmen schafft, namentlich bei der Zuleitung der Nahrung in die Leber. Ebenso kann auch die Grundanordnung der Muskulatur Abänderungen erleiden insofern, als die Wand eines sogen. Kaumagens aus abwechselnden Schichten der beiden Muskellagen sich aufbaut.

Weitere Bemerkungen zur Histologie folgen bei den verschiedenen Gruppen.

2. Darm der einzelnen Gruppen.

Behalten wir die gleiche Reihenfolge!

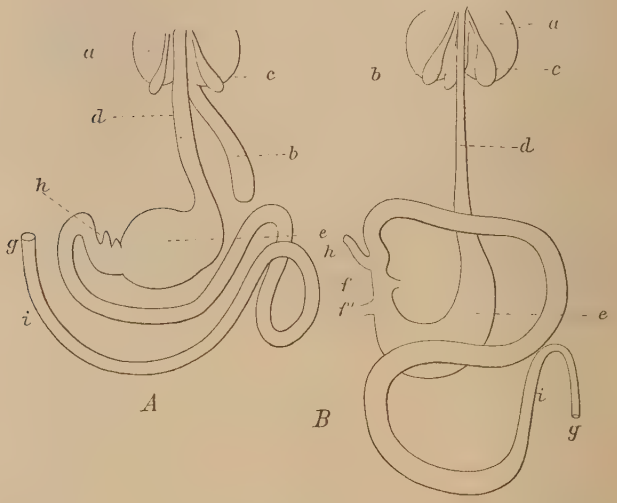
α) Darm der Basommatophoren (XVII, 14—16, XVIII, 1).

Die beiden Ancyliden *Ancylus fluviatilis* und *Acroloxus* s. *Velletia lacustris* mögen voranstehen, denn sie unterscheiten sich dadurch, daß jener Sand mit verschluckt, dieser aber nicht. Dementprechend erweitert sich bei *Velletia* der Ösophagus allmählich, ohne Absatz, zu einem Kropf oder Magen, dessen Struktur nicht weiter abweicht von der des Schlundes. *Ancylus fluviatilis* dagegen hat einen wohl abgerundeten, ellipsoiden, dick

wandigen Magen mit abwechselnden Längs- und Ringmuskellagen. Moquin-Tandon glaubte drei Abschnitte unterscheiden zu können, die durch leichte Einschnürungen getrennt sind, „jabot“, „gesier“, d. h. Kropf oder Kaumagen, und die Erweiterung des Dünndarmanfangs. André erklärt die Trennung für allzu geringfügig und keiner Beachtung wert. Hinter dem Magen beginnt der Dünndarm, der in verschiedenen Windungen zum After zieht (s. Textfig. 113). An der Grenze zwischen Magen und Darm hat *Ancylus* zwei kleine Blindsäckchen, *Velletia* nur einen. Neben ihnen öffnet sich die Leber mit einer einzigen Mündung.

An *Ancylus fluviatilis* kann man die Limnäiden anschließen. *Limnaea* läßt die drei Magenabschnitte, die Taylor als Kropf, Kaumagen oder

Fig. 113.

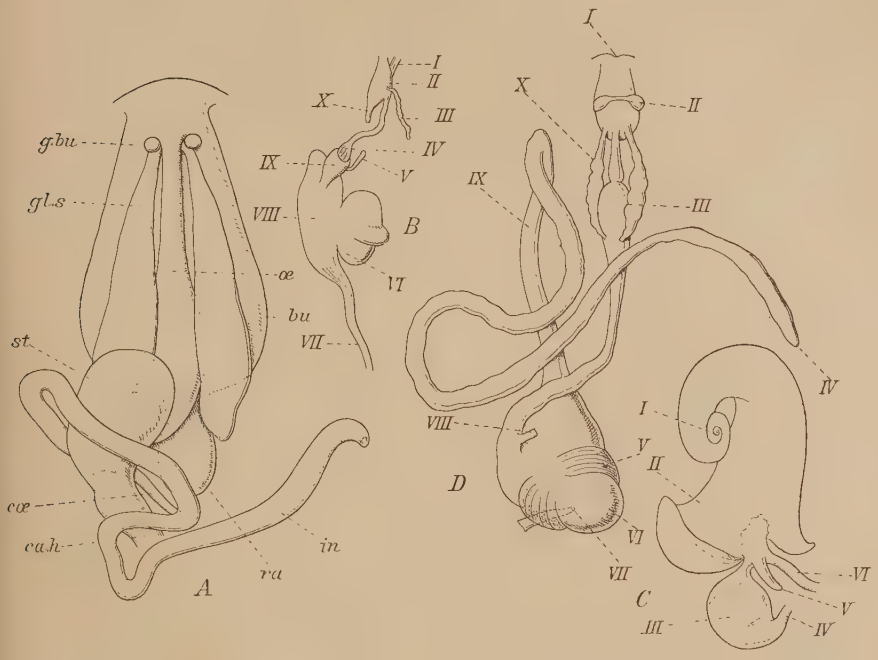


Darmkanal von Ancyliden. *A Ancylus fluviatitis. B Acroloxus lacustris.* *a* Pharynx. *b* Radulascheide. *c* Speicheldrüsen. *d* Ösophagus. *e* Magen. *f* und *f'* Lebergänge. *g* After. *i* Enddarm. (Nach André.)

gizzard und Magen, Gartenauer mit Stiebel als Vormagen, Kaumagen und Apogaster unterscheidet, deutlich hervortreten. Der Kaumagen zeichnet sich durch den außerordentlich dicken Muskelbelag aus, den zuerst Gartenauer histologisch zergliederte, und der innen von einer kräftigen Cuticula ausgekleidet ist. Der Ösophagus läßt Längsfalten erkennen. Hinter dem Magen mündet die Leber ebenfalls mit einer Öffnung. Im Magen treten die Längsfalten, die durch Pigmenteinlagerung besonders deutlich werden, zurück und gehen in feinere Runzeln über. Nach der Leber findet sich indes eine Längsfalte, die den ganzen Darm durchzieht, und von der sekundäre Falten divergieren. Die Blindsäckchen fehlen bei unseren Limnäiden. Bei *Pulmobranchia* s. *Isidora* dagegen gibt Pelseneer einen

etwas größeren solchen Blinddarm, Coecum pyloricum, an (Textfig. 114C). Während die Muskelwülste des Kaumagens sich bei *Limnaea*, wie bei den Vögeln, zu zwei Polstern ordnen, greifen sie bei dem tonnenförmigen

Fig. 114.



Darmkanal von Basommatophoren. *A Latia.* *bu* Pharynx. *cæ* Darmdivertikel. *ca.h* Lebergang. *cæ* Blinddarm. *g.bu* Buccalganglien. *gl.s* Speicheldrüsen. *in* Enddarm. *æ* Ösophagus. *st* Magen. *B Amphibola.* *I* Protractor pharyngis. *II* Pharynx. *III* Speicheldrüse. *IV* Erste Schlunderweiterung. *V* Divertikel. *VI* Kaumagen. *VII* Mitteldarm. *VIII* Chylusmagen. *IX* Zweite Schlunderweiterung. *X* Radulascheide. *C Pulmobranchia (Isidora) lamellata.* *I* Gewinde. *II* Leber. *III* Magen. *IV* Ösophagus. *V* Divertikel. *VI* Mitteldarm. *D Auricula myosotis.* *I* Mund. *II* Cerebralganglien. *III* Schlunderweiterung. *IV* After. *V* Kaumagen. *VI* Dessen Blindsack. *VII* Gang der Hinterleber. *VIII.* Gang der Vorderleber. *IX.* Darm. *X* Speicheldrüse. (Nach Pelseneer.)

Organ von *Planorbis* ringsherum. Für *Isidora* (*Pulmobranchia*), *Protancylus* und *Miratesta* betonen Sarasins die Stärke des Kaumagens.

Latia läßt nach Pelseneer den erweiterten Ösophagus oder Kropf an der Ventralseite in den eigentlichen Magen (Kaumagen), von dem er durch einen Muskelring getrennt ist, übergehen. Dieser nimmt hinten neben einem Coecum pyloricum die einfache Leber auf, in ähnlicher Weise wie bei *Ancylus fluviatilis*. *Gundlachia* dagegen hat zwei Lebern, von denen die kleinere, die man wohl als Hinterleber betrachten kann,

in das Coecum pyloricum sich öffnet. Der Darm von *Latia* bleibt ziemlich kurz.

Bei *Otina* bleibt der Ösophagus gleichmäßig eng und erweitert sich erst hinten ohne schärferen Absatz zu einem muskulösen blindsackartigen Magen, der in einen ziemlich stark aufgewundenen Darm übergeht. Man kann an ihm sechs Schenkel unterscheiden. Ein Coecum pyloricum fehlt. Eine große Vorderleber, welche die Darmschlingen aufnimmt und durch sie in Lappen zerlegt wird, mündet an der Cardia, eine kleine Hinterleber, die im Gewinde liegt, in den Fundus des Magens. Ganz ähnlich verhält sich *Gadinia*, nur mit etwas kürzerem Darm.

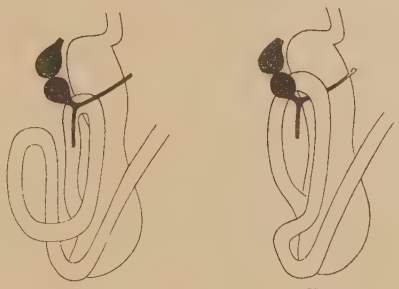
Auffallend verhält sich *Amphibola* in mehrfacher Hinsicht. Der Ösophagus bekommt unmittelbar hintereinander zwei Anschwellungen, die erste ist klein und dickwandig, die zweite etwas weiter und dünnwandiger. Sie trägt ein kleines, scharf abgesetztes Coecum. Die zweite Schlundabteilung mündet, wieder verengert, seitlich in den ziemlich großen, nach vorn erweiterten Magen, wobei eine Cardiaklappe als Verschluß dient. Dem Magen sitzt seitlich ein starker Kaumagen an, mit zwei starken muskulösen Halbkugeln. Neben ihm öffnet sich die einfache Leber. Der Darm ist ziemlich stark aufgewunden, der After liegt unter dem Pneumostom. (Textfig. 114 B.) Abgesehen von der Anordnung und der Komplikation des Ösophagus bleibt namentlich die Bedeutung des Blinddarms unklar, den man doch nach seiner Lage schwerlich als Coecum pyloricum deuten kann. Ich würde eher an die Homologie mit einem Krystallstielsack denken.

Siphonaria wechselt ein wenig nach den Arten. Ein eigentlicher Kaumagen scheint nicht mehr ausgebildet. *S. gigas* fällt dadurch auf, daß ein kurzer Ösophagus von unten her in eine starke Vorderdarmerweiterung mündet, die sich nach vorn beträchtlich ausdehnt. Hinten geht sie, etwas verengert, an der Umbiegungsstelle in den Mitteldarm, in einen kleinen, dünnwandigen Magenstiefel über, der die beiden Leberöffnungen aufnimmt (Haller). Bei den kleineren Arten liegen die Verhältnisse nach Köhler noch einfacher, die Vorderdarmerweiterung greift vorn nicht über den Eintritt des Schlundes hinaus, und hinten ist sie nicht von einem Magen abgesetzt. Der Situs ist beinahe so einfach wie bei einem Stylommatophor, *Limax* z. B. Auch der Darm verhält sich nach seiner Aufwindung ebenso: ein Schenkel nach vorn, einer nach hinten und der letzte zum After. Bei mehreren Arten wird er länger, indem sich zwischen den vorletzten und letzten Schenkel eine neue Schlinge einschiebt. Ein wesentlicher Unterschied liegt indes in der Lagebeziehung zur vorderen Aorta. Während meist, wie bei den Stylommatophoren, die erste vordere Umbiegung zwischen dem ersten und zweiten Schenkel über dieses Gefäß hinwegzieht und anscheinend durch dasselbe bestimmt wird, bleibt bei *S. laeviuscula* die Kopfaorta außerhalb der Schlinge, so daß die Determination nicht Stich hält (Textfig. 115). Ein Coecum pyloricum fehlt. Eine Merkwürdigkeit zeigt noch

der Enddarm von *S. gigas* nach Haller in bezug auf Form und Struktur (XVIII, 1). Denn er ist außerordentlich weit und beginnt mit einem weiten Coecum, insofern als er über die Einmündung des Mitteldarms hinausragt. Erst zum Schluß verengert er sich wieder als Rectum auf das gewöhnliche Maß, womit er auch wieder die gewöhnliche Struktur annimmt. Der erweiterte Teil dagegen ist außen von einem tiefschwarzen Pigment umsponnen, innen aber von einem ziegelroten Epithel ausgekleidet.

Für die Auriculiden sind nicht nur die Auffassungen, sondern auch die positiven Angaben Pelseneers und Plates, der beiden modernen Bearbeiter, abweichend. *Auricula myosotis* (Textfig. 114 D) hat einen vorn erweiterten Ösophagus, einen Magen mit querherum greifendem Muskelring, ausgekleidet von kräftiger, aber zahnloser Cuticula, eine kleinere Vorder- und eine große Hinterleber, von denen die erstere in den Cardiateil, die letztere in den Fundus mündet, und einen Darm von mehreren Windungen, die sich wohl auf das einfachere Schema von *Siphonaria* beziehen lassen. Daß Plate bei *Pythia* noch eine stärkere Gliederung des Magens herausrechnet in drei Abschnitte, ist wohl weniger wichtig, als das Vorkommen eines dünnwandigen Divertikels am Muskelmagen neben der Einmündung der Hinterleber. Für den Vordermagen ist die Mündung der Vorderleber, für den Hintermagen eine hohe Längsfalte charakteristisch, während im Vordermagen die Längsfalten des Ösophagus zunächst aufhören. Der dünnwandige Pylorusteil, also der Hintermagen, beschreibt vier eng zusammenliegende Spiralwindungen. Er ist noch durch mehrere feine Längsfalten gekennzeichnet, die am Eingange in den Darm plötzlich aufhören. Allerdings greift die starke Längsfalte noch etwas auf ihn über, so gut wie vorn auf den Muskelmagen.

Fig. 115.



A. *B.*

Darmkanal von *Siphonaria*. *A Siph. laeviuscula*. *B S. redimiculum*. (Nach Koehler.)

Daß die Mageneinteilung nicht immer scharf ausgeprägt ist, zeigt Plates Schilderung von *Chilina dombeyana*. Hier greift zwar der Vordermagen als glockenförmige Erweiterung um den Muskelmagen herum und ähnlich der Hintermagen. Aber in den Vormagen dringen die zarten Längsfalten des Ösophagus kontinuierlich ein. Den Hintermagen rechnet Plate bereits selbst zum Darm, wiewohl die hier einfache Leber in ihn sich ergießt.

Übersicht.

Die verschiedene Ausbildung und Einmündung der bald einfachen, bald doppelten Leber scheint zu zeigen, daß eine scharfe Homologie zwischen den einzelnen Abschnitten der verschiedenen Formen keineswegs besteht; denn die Hinterleber öffnet sich bald in den Muskel-, bald in den Hintermagen. Man hat daher die Muskelverstärkung keineswegs als ein bestimmtes, von früherer Stufe gleichmäßig ererbtes Organ aufzufassen, sondern als eine von den verschiedenen Formen selbständig erworbene Anpassung an mitaufgenommenen Sand. Innerhalb der engeren Gruppen mag hier und da größere Konstanz herrschen, wie bei den Limnäiden; doch zeigen hier die Verschiedenheiten von *Limnaea* und *Planorbis* mit doppeltem oder aber einfach herumgreifendem Muskelbelag bereits die Unbeständigkeit der Bildung, und die Ancyliden schwanken noch mehr. Wie leicht solche Muskelschwellungen erworben werden können, zeigt die vordere ösophageale Verstärkung bei *Amphibola*, die man bereits als Magenabteilung bezeichnen könnte, wenn sie etwas weiter rückwärts läge. Von größerem descendenztheoretischen Werte sind vermutlich die Divertikel, die doch wieder, soweit sie vorkommen, durch ihre Lage ganz verschieden sind; das von *Amphibola* liegt vorn am Schlund, die übrigen neben der Mündung der Hinterleber, die, wie bei *Pulmobranchia*, die einzige Mitteldarmdrüse sein kann. Ich habe daher kein Bedenken getragen, das vordere Divertikel von *Amphibola* dem Krystallstielsack niederer Gastropoden und Lamellibranchien, das Coecum pyloricum dagegen dem Spiralcoecum der niederen Prosobranchien und Cephalopoden zu homologisieren.

In histologischer Hinsicht scheint wichtig, daß die Basommatophoren nach Gartenauer, André u. a. im Darm nur ein gleichmäßiges, höchstens flimmerndes Epithel haben, ohne eingetreute Drüsenzellen. Während Boll u. a. dem ganzen Magen Wimperung zuschreiben, suchte z. B. André bei *Ancylus* vergebens danach. Dagegen fand er in der Leber dieselben drei Zellarten, wie Barfurth bei Stylommatophoren, die Kalk-, Ferment- und Leberzellen.

β) Darm der Soleoliferen (XVII, 11—13, XVIII, 2—3).

Atopos hat den kürzesten Darm, der bei gleicher Weite eine einfache, U-förmige Schleife bildet (XVIII, 2). Daran sitzt in der Mitte, nach hinten die Leibeshöhle bis zum Hinterende erfüllend, die Leber, die hier den Namen eines Mitteldarmsacks in vollstem Maße verdient. Denn wenn sie auch bei einzelnen Arten schon kompakter und in einzelne Lappen geteilt ist, so bildet sie bei anderen einen weiten Sack, dem rings rundliche Drüsenfollikel ansitzen. Die gesamte Nahrung wandert in den Sack, zweifellos die primitivste Stufe der Ernährung. Daß der After oder die Kloakenöffnung rechts vorn, bei den anderen Gruppen hinten liegt, ist früher erwähnt, ebenso, daß die merkwürdigen Simrothschen Drüsen von *Atopos*, wiewohl sie zu den Seiten des Mundes sich öffnen, vermutlich bei der

Bewältigung der Beute gebraucht werden. Allerdings fand sich bei einer Art in der Leber Pflanzenmoder mit Pilzhyphen, so daß neben der durch die Radula bezeugten Carnivorie auch wohl noch vegetabilische, zum mindesten Pilznahrung vorkommt.

Bei *Vaginula Gayi* will Plate wieder die 3 Magenabschnitte unterscheiden. Die kleine Hinterleber mündet nach ihm in den Fundus des Muskelmagens, die größere Vorderleber gegenüber in denselben Abschnitt, zwischen Vorder- und Hintermagen. Ich fand die Verhältnisse bei drei genauer untersuchten Arten wechselnd und mit manchen Besonderheiten. Die Gliederung des Magens würde ich für gesucht, wo nicht unmöglich halten. Der Ösophagus erweitert sich bald zu einem langgestreckten, spindelförmigen Kropf, mit den üblichen Längsfalten. Er kann nochmals eingeschnürt sein. Bei *V. Hedleyi* (XVII, 12) beginnt der Kropf mit einer kranzförmigen Anschwellung, die durch strahlige Mesenterialbänder rings an der Körperwand befestigt ist. Sie bilden ein durchbrochenes Septum, das die Leibeshöhle in eine kleine vordere und größere hintere Kammer gliedert. Als Magen fasse ich nur den Stiefel auf, der den Ösophagus in den Mitteldarm überführt (wobei man an einen Pfeifenstiefel zu denken hat). Er ist stark muskulös, vorwiegend aus Längsmuskeln, bei *V. Leydigi* (XVII, 11) förmlich trabekulär und namentlich im mittleren Umfang, bei den anderen Arten mit starken Wülsten, bei *V. Hennigi* (XVII, 13) mit kräftigen Ringwülsten. Nur dieser letztere erinnert an den Muskelmagen der Basommatophoren. Die Einmündung der Vorderleber liegt unter einer halbmondförmigen, stark muskulösen Längsfalte, die sich einerseits in den Kropf, andererseits eine Strecke weit in den Mitteldarm erstreckt. Hier flacht sie sich ab und endet in einer ringförmigen Klappe, die als Trichter in den Mitteldarm vorspringt. Da sie sich vermutlich als Sphincter schließen kann, so mag man sie als Pylorusklappe auffassen und die Grenze des Magens hier setzen. Keller fand bei *V. Gayi* die Verhältnisse noch etwas schärfer ausgeprägt. Der Ösophagus hat kräftige Längsfalten, die plötzlich aufhören. Sein letzter, fast glatter Abschnitt kann als Cardiateil des Magens gelten, der an Länge etwa dem Pylorusteil entspricht. Dieser hat außer der Hauptfalte noch feine Längsfalten. Zwischen beiden liegt der dickwandige eigentliche oder Kaumagen, der vorn und hinten die Lebergänge aufnimmt und wieder von kräftigen Längsfalten ausgekleidet ist. Die Vorderleber, welche die Darmschlingen aufnimmt, hat je nach den Arten eine verschiedene Ausdehnung nach vorn, so daß bald der Darm, bald die Leber das Vorderende des Intestinalsacks bildet, ein Merkmal von untergeordneter taxonomischer Bedeutung. Wichtiger ist, daß der Hauptgang sowohl der Vorder- wie der Hinterleber sich bei *V. Hennigi* zu einem Sack erweitert, der mit Speisebrei gefüllt ist, ähnlich wie bei *Atopos*. Der Mitteldarm, der etwas verschieden verläuft, aber doch immer mit derselben Schenkelzahl, zeigt innen Längsfalten, die bei *V. Leydigi* und *V. Gayi* sich fiederig ordnen. Bei *V. Leydigi* ist der ganze Mitteldarm außerhalb der

üblichen Längs- und Ringmuskulatur mit feinen Knötchen besetzt. Sie bilden die Knoten einer gefensterten mesenterialen Hülle aus schraubigen Muskelzügen, die durch bindegewebige Brücken verbunden sind. Möglich, daß hierher ein kleiner, bohnenförmiger Körper gehört, den Collinge von der Seite des Magens von *V. brunnea* als Drüse beschreibt. Er scheint durch verschiedene Gefäße oder Mesenterialzüge am Magen befestigt, aber des Ausführungsganges zu entbehren. Der Enddarm im Perinotum hat hohe Längsfalten, die sein Lumen, das sich halbmondförmig dem Ureter anschmiegt, allmählich zu einer schmalen Spalte verengern. Seine Eigenmuskulatur verschmilzt allmählich mit der des Integuments. Bemerkenswert ist noch, daß die Vaginuliden keinen Sand mit aufnehmen.

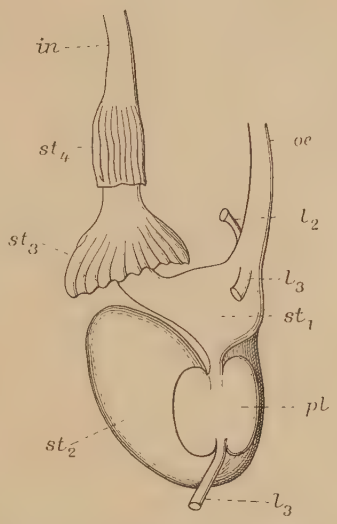
Die Oncidiiden haben als die typischen Sandfresser den differenziertesten Darm. Der Ösophagus, der bei manchen Formen bald zu einer Ampulle anschwillt (XVII 1), ist leer zylindrisch, meist aber in seinem ersten oder zweiten Abschnitt durch Sandmassen sackartig erweitert. Diese Form ist bei *Oncidiella* konstant (Joyeux-Laffuie, Plate). Seine Grenze gegen den Magen wird dadurch gegeben, daß seine Längsleisten an einer Querfalte Halt machen; denn äußerlich hat das Schlundende bereits erweiterte Umrisse. Mit Cuvier und Bergh will nun Plate drei oder selbst vier Magen unterscheiden,

den Magenschlauch,
den Muskel- oder Kaumagen,
den Chylusmagen
und den bereits wieder darmartigen Endabschnitt,

den v. Wissel lieber dem Mitteldarm zurechnet, und der selbst wieder durch eine ringförmige Einschnürung geteilt sein kann, ähnlich dem Ösophagus. Der Magenschlauch ist einfach die Umbiegungsstelle des Schlundes an der konkaven Seite, die an der konvexen zum Muskelmagen wird. Der Magenschlauch st_1 hat, wie der Endabschnitt, Längsleisten, an deren Stelle im Chylusmagen st_3 hohe Blätter treten, daher er Blättermagen heißen sollte. Von den abwechselnden Muskelschichten des Kaumagens st_2 fällt ihre scheinbare Gruppierung an zwei Sehnenscheiben auf, ähnlich wie beim Kaumagen der Vögel. Doch bestehen die Scheiben nur aus verdichteter Muskulatur ohne Bindegewebe dazwischen. Sie sind weit dünner als die lockeren Muskelpolster, und von diesen ist wieder zu erwähnen, daß sie im Fundus nur aus Ringfasern sich aufbauen, mit Blutlacunen dazwischen, wo im Gewebe einzelne vielkernige Zellen auftauchen, die Plate als Wanderzellen deuten möchte. Bei *Oncidiella* beginnt der dritte Magen mit einem kleinen Divertikel, das indes kaum Beachtung zu verdienen scheint. Die Leber sondert sich nicht nur in eine Vorder- und Hinterleber, letztere am Muskelmagen, erstere an der Cardia, sondern die Vorderleber zerfällt abermals in zwei gesonderte Säcke mit eigenen, nicht weit voneinander getrennten weiten Mündungen. Diese Mündungen werden von zwei hohen Falten eingefaßt, die sich vom Magenschlauch

oder Vordermagen bis in den Endabschnitt hinziehen und eine Rinne einschließen, für welche der übliche Name „Gallenrinne" indes deplaciert sein dürfte. Die beiden Vorderlebern nennt Plate nach ihrer Lage Ober- und Unterleber; bei *Oncidiella* liegen sie so, daß sie als rechte und linke erscheinen. Bei *Oncidiella celtica* sind die Ausführgänge der beiden Lebern auf eine ganz kurze Strecke vereinigt, was wohl in dem Sinne zu deuten ist, daß die beiden Vorderlebern aus einer durch Teilung hervorgegangen sind. Das gegenteilige Größenverhältnis der Lebern wechselt und kann für die Systematik verwandt werden, worauf auch Stantschinsky eingegangen ist. Bei *Oncidiella* wird die Hinterleber ziemlich rudimentär, wohl weil die beiden Vorderlebern bei ihrer Symmetriestellung der Verdauung die günstigsten Bedingungen bieten. Der Mitteldarm zeigt verschiedene Länge und Aufwindung. Plate unterscheidet vier Typen, von denen der eine, mit kürzestem Verlauf, auf *Oncidiella* fällt und nach seiner Meinung von den drei anderen, die sich auseinander durch Verlängerung ableiten lassen, prinzipiell geschieden sein soll (Textfig. 117). Bei *Oncidiella* liegt der erste Dünndarmschenkel ganz und gar oben auf oder in dem Intestinalsack, vorn biegt er nach rechts um und bildet eine Schlinge nach rückwärts, die ebenfalls wieder bis in die Medianebene reichen kann. Dann zieht er nach hinten zum After frei durch die Leibeshöhle. Bei den anderen liegt der erste Dünndarmschenkel anfangs auf dem Boden der Leibeshöhle, wo er von links nach rechts zieht, um dann links aufzusteigen, sich über den Ösophagus zu schlagen und nun weiter in Windungen zu legen, bei denen sich fortlaufend neue Schlingen einschalten, wie es Textfig. 117 darstellt. Die einzelnen Typen fallen nicht mit den einzelnen Gattungen zusammen, sondern greifen meist aus einer in die andere über. Bloß *Oncidiella* steht für sich, doch nur unbedeutend. Mir scheint, daß man von ihr aus den zweiten Typ ableiten kann durch Drehung des Magens um 90° nach links, unter entsprechender Verlängerung des ersten Dünndarmschenkels. Dadurch wird die linke Leber zur Unter-, die rechte zur Oberleber, der Beginn des ersten Darmschenkels legt sich auf den Leibeshöhlenboden, und seine Vorderhälfte die sich nach rechts in eine Schlinge auszieht, rückt unter den nächsten rückläufigen Schenkel, mit dem sie sich bereits in der

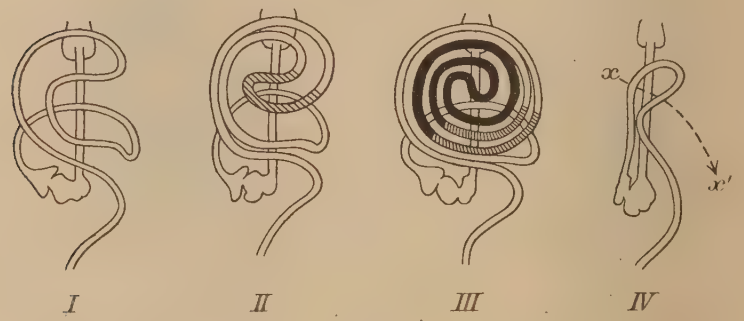
Fig. 116.



Magen von Oncidien. *in* Mitteldarm. l_1—l_3 Lebergänge. *oe* Ösophagus. *pl* Sehnenscheibe. st_1—st_3 Magenabteilungen.
(Kombiniert nach Cuvier u. Plate.)

Medianlinie berührte (x rückt in Textfig. 117, IV nach x^1). Die Kürze des Darms im ersten Typ geht mit dem geringen Körperumfang der Oncidiellen parallel, wohl auch ursächlich. Die Länge des Darms schwankt zwischen dem Doppelten und Dreiundeinhalbfachen der Körperlänge. Der Darm sieht längsstreifig aus, er trägt niedrige Leisten, die in der Medianlinie unter spitzem Winkel zusammentreffen. Wo der Enddarm in das Notum übertritt, erweitert er sich bei *Oncis*, *Oncidium* und *Oncidina* zu einer kleinen Ampulle, an der ein Blindschlauch von verschiedener Länge ansitzt, die Rectaldrüse oder „Cloacaldrüse" nach Semper. Sie kann

Fig. 117.



Die vier Darmtypen der Oncidiiden. *II* ist aus *I* entstanden durch Hinzufügen des schraffierten Teiles, in *III* ist noch das schwarzgehaltene Stück dazu gekommen. *IV* würde in *I* übergehen, wenn sich der aus dem Magen nach vorn ziehende Schenkel etwa so verlängerte, daß der Punkt x in der Richtung des Pfeiles nach x' rückte. Der Darm ist durchweg von oben gesehen. Halb chematisch.
(Frei nach Plate und Stantschinsky.)

sich zusammenknäueln. Plate meint, daß sie zum Schlüpfrigmachen der Sandfäces dient.

Die Leber von *Oncidiella* enthält nach v. Wissel nur eine Art von Zellen, hoch zylindrisch, mit basalem Kern und zwei verschiedenen Secreten. Das eine besteht in gelblichen oder bräunlichen Kügelchen mit granuliertem Inhalte, das andere in wasserhellen Tröpfchen, die neben jenen das Protoplasma erfüllen.

Übersicht.

In der Rectaldrüse tritt das vermutlich neue Moment der Soleoliferen zutage. Sonst dürfte die Teilung der Vorderleber in zwei und die Ausstattung des Chylusmagens mit besonders hohen Blättern, seine Umbildung zum Blättermagen in erster Linie Beachtung verdienen. Charakteristisch ist ferner das Übertreten der Nahrung in die Lebern bei *Atopos* und *Vaginula*, der Wegfall der Vorderleber bei *Atopos*, die Reduktion der Hinterleber bei *Oncidiella*.

γ) Darm der Stylommatophoren.

Man kann nach dem Darm trotz größerer Übereinstimmung doch verschiedene Gruppen unterscheiden, ohne scharfe Grenzen. Die Janelliden mit ihren Verwandten zeigen wohl die meisten altertümlichen Züge; die Heliciden einschl. der Pupiden usw. bilden einen zusammenhängenden Stock; die Agnathen weisen Vereinfachungen auf, die Nacktschnecken, besonders die Limaciden, wieder mancherlei Besonderheiten. Manche Angaben bedürfen der Umdeutung. Unklar ist namentlich der Gebrauch der Bezeichnungen „Kropf" und „Magen". Denn eine Erweiterung des Ösophagus wird bald Kropf genannt, bald, wenn er sich bis zu den Lebergängen nicht wieder wesentlich verengt, dem Magen zugerechnet.

αα) Elasmognathen (XVIII, 4—6).

Typisch ist nach den verschiedenen Arbeiten von Macdonald, Fischer, Hutton, Knight, Keferstein, Bergh, mir, Hedley, Collinge, Suter, Plate, Glamann, Pfeiffer ein kurzer Ösophagus, der sich bald erweitert, und die Zerlegung des ganzen Darms in vier Schenkel, wobei der Ösophagus als erster gerechnet wird. Alles übrige scheint schwankend, die Abgrenzung des Magens, die Anzahl der Lebern, relative Größe und Mündung, das Divertikel am Magen und das innere Relief; und doch sind die Unterschiede nicht scharf ausgeprägt, sondern sie verfließen; und das kann man als Tatsache nehmen, da auch Plate, der am schärfsten zu scheiden pflegt, mit seinen Schülern nicht darüber hinauskam. Das, was als Magen bezeichnet wird, gilt bei anderen Schnecken als Schlunderweiterung oder Kropf. Er verengert sich bei verschiedenen Formen bereits vor der Lebereinmündung wieder zum gewöhnlichen Darm, so daß die Lebern sich einfach in diesen öffnen. Es ist eine völlig willkürliche Bestimmung, den Magen bis hierher zu rechnen, um so verwunderlicher, als ja bei uns die Leber gar nichts mit dem Magen zu tun hat. Das wird nur in einem Falle etwas anders, nämlich da, wo die Umbiegungsstelle des ersten Darmschenkels in den zweiten sich zum Blindsack erweitert, der die Lebergänge aufnimmt. Hier kann man etwa eine dem Kaumagen der Basommatophoren homologe Bildung herausfinden. Anders, wenn an dieser Stelle ein Blindsack mit den Lebergängen sich, bei gewöhnlicher Darmweite, nach vorn richtet und zu den Lebergängen in Beziehung tritt. Hier liegt offenbar ein Divertikel vor, das dem Spiralcoecum der Cephalopoden und Basommatophoren entspricht. Die Literatur hat hier nicht genügend geschieden. Es gilt, die Unklarheiten aufzudecken durch die Betrachtung der Einzelheiten.

Aneitea zeigt die ursprünglichsten Verhältnisse in mehr als einer Hinsicht. Der kurze Ösophagus trägt nach Glamann allein hier noch Längsfalten. Sie strahlen aus und verstreichen bei dem Übergange in den langen Magen. Der endet mit einem Blindsacke bei der ersten Umbiegung, welcher dem Magenstiefel etwa bei *Vaginula* entspricht. In ihn münden

die Gänge dreier Lebern, einer ventralen, einer dorsalen linken und einer dorsalen rechten. Wenn dem letzteren ein kleines, schmales Divertikel ansitzen soll, so ist offenbar umgekehrt zu deuten: der Lebergang mündet in die Basis des Divertikels. Der lange Mittel- oder Dünndarm bekommt zum Schluß feine Längsfalten, welche hoch werden und das Lumen zur Sternform verengern, sobald der Mitteldarm in plötzlicher Verjüngung zum kurzen Rectum geworden ist. Das Zylinderepithel ist überall das gleiche, nur im Rectum indes wimpert es bis zum After, der von einem Sphincter umgeben ist. Dazu kommt eine Rectaldrüse, die jedoch nur aus einzelligen Drüsen besteht. Sie liegen subepithelial nach dem Integument zu und schicken ihre Hälse zwischen die Epithelzellen des Enddarms. — Bei *Triboniophorus* wollten Keferstein und Bergh Ösophagus, Vormagen und Magen unterscheiden, Pfeiffer erkennt bloß den langen Magen an, der bis zur ersten Umbiegungsstelle reicht. Hier liegt auf der konkaven Seite, also im Winkel zwischen Magen und Mitteldarm, ein plumpes Divertikel, welches an seiner Basis zwei von den drei Lebergängen aufnimmt, die aber so nahe benachbart sind, daß Bergh überhaupt nur zwei Lebern anerkennen wollte. Die Hinterleber mündet dicht neben dem Divertikel. Das Rectum ist kaum durch Verengerung abgegrenzt. Die einzelligen Drüsen setzen schon ein, bevor es durch das Diaphragma tritt. Sonst herrscht auch hier dasselbe Epithel durch den ganzen Darm bis in die Lebergänge. Bei *Janella* und *Aneitella* fehlen nach Plate und Glamann die Längsfalten im Schlund, wie bei *Triboniophorus*; und auch Plate weiß keinen anderen Unterschied zwischen Ösophagus und Magen anzugeben, als das derbere Aussehen des Epithels in letzterem. Der Magen verjüngt sich gegen das Hinterende allmählich, so daß die Lebern einfach in den Darm sich öffnen an seiner Umbiegungsstelle, und zwar bei *Janella* nur eine Leber, bei *Aneitella* zwei, deren Mündungen dicht beisammen liegen. Hier lassen sich noch Spuren jener Längsfalten erkennen, wie sie etwa bei Oncidien die „Gallenrinne“ begrenzen. Der Enddarm hat keine scharfe Grenze gegen den Mitteldarm. Dieselbe Rectaldrüse. Plate setzt bei *Janella* das Rectum gleich lang, wie den Ösophagus, den Magen zweiundhalb, den Dünndarm fünfundeinhalb mal so lang. Zu bemerken ist, daß die vier Darmschenkel, also der gesamte Eingeweidesack, bei allen Formen kräftig aufgewunden und zusammengeknebelt sind.

In der Leber von *Triboniophorus* fand Pfeiffer nur zwei Zellarten, es fehlen wohl die Kalkzellen.

Für *Succinea* gilt ein kürzerer Darm von gleichem Grundbau, vier Schenkel im ganzen, der erste besteht aus dem Ösophagus und dem weiten Magen, wobei der Ösophagus etwas aufwärts ansitzt. Hinten münden die Lebern in die konkave Seite der Umbiegungsstelle (Taylor). *Neohyalimax* schließt sich ohne weiteres an. Bei *Hyalimax* aber fand ich hinten am Magen ein Divertikel, in dessen Basis die ungeteilte Hinterleber ihren Ausführgang schickt, die größere, durch den Darm in Lappen zerteilte

Vorderleber mündet unmittelbar in den Darm im Winkel zwischen den beiden ersten Schenkeln. Am Magen deutet eine Einschnürung auf der konvexen Seite die Abgliederung des langen Vormagens vom Magenstiefel oder Muskelmagen an. Das Divertikel fällt dem letzteren zu. Der Darm von *Hyalimax* ist dadurch verlängert, daß sich zwischen den dritten und vierten Schenkel eine neue Schlinge einschiebt, die sich zwischen die zweite und dritte legt, ähnlich wie beim zweiten Typ von Oncidien (s. o.).

Übersicht.

Wir finden bei der ganzen Gruppe allerlei Übergänge vom einfachen Darm, der bloß hinter dem Schlund erweitert ist und unmittelbar die Lebergänge aufnimmt, bis zur Ausbildung eines deutlichen Magenstiefels, dazu die Gliederung der Leber bald mit einem, bald mit zwei, bald mit drei Gängen, nach denen sich die Drüsen sondern; bei *Hyalimax*, *Triboniophorus* und *Aneitea* ist noch ein Divertikel vorhanden, das wenigstens den einen Lebergang aufnimmt. Überall vier Darmschenkel, nur bei *Hyalimax* eine eingeschaltete Schlinge. Bei den Janelliden einzellige Drüsen am Rectum. Endlich viel stärkere Aufwindung des Intestinalsacks bei den nackten Formen als bei den beschalten.

$\beta\beta$) Darm der herbivoren (omnivoren) Gehäuseschnecken. (XVIII, 8, 9, 11).

Wenn auch längst nicht alle Gruppen genügend durchgearbeitet sind, so scheint es doch, daß sich bei allen den Stylommatophoren, die nach der Radula schon zusammengehörten (s. o.), der Tractus intestinalis auf dasselbe Schema zurückführen läßt: Vier Darmschenkel im ganzen, ohne weitere Zusammenknebelung. Erweiterung des ersten Schenkels zum Kropf oder Vormagen, Erweiterung der ersten Umbiegung zum Blindsack oder Magenstiefel. Zwei Lebern, von denen die größere durch die Darmschlingen weiter gelappt ist, münden in den Winkel zwischen den beiden ersten Schenkeln, also in die kleine Curvatur des Magenstiefels oder Pylorusblindsacks. Weitere Anhänge fehlen. — Namentlich bei weiteren Schalen, wie denen der *Helices*, ist der Verlauf des Mitteldarms mehr **S**-förmig gebogen, so daß die vier Schenkel weniger deutlich hervortreten. Eine andere Differenz liegt in der Abgliederung des Vormagens vom Magen. Bei den kleinen Pupen, Clausilien usw. bilden beide Abteilungen, soweit Untersuchungen vorliegen (Lehmann), einen einzigen Schlauch von durchweg gleichem Lumen, vorn und hinten scharf abgeschlossen, meistens mit relativ langem Ösophagus. Umgekehrt scheinen die größeren Formen die Erweiterung weiter vorn beginnen zu lassen, dann pflegt wieder eine Verjüngung einzutreten, so daß der Magenstiefel für sich bleibt und die erste Erweiterung als Kropf erscheint. Bei den kleinen Endodontiden schon kann scharfe Gliederung eintreten; so beschreibt Suter von *Flammulina* einen langen Vormagen, in den der Ösophagus etwas seitlich eintritt; er

ist durch eine Einschnürung von dem kugeligen Pylorusblindsack abgesetzt. Wie gleichgültig diese Dinge für die Morphologie sind, geht aus der Struktur hervor. So beschreiben Strebel und Pfeffer im Ösophagus von *Orthalicus* ca. 10 Längsfalten, die beim Übertritt in den Vorderdarm viel höher werden und erst weiter hinten verstreichen, also jedenfalls keine Grenze bilden. Bei *Amphidromus* wechselt je eine niedrigere mit einer höheren Falte ab, und alle sind zickzackförmig gestaltet (Jacobi). Die beiden Lebern können wohl ihre Ausführgänge so nahe zusammenschieben, daß sie als eine erscheinen; die Regel aber ist, daß sie getrennt bleiben, aber nur auf eine kurze Strecke, und daß die Teilung nie weiter geht. Wichtig sind die beiden Längsfalten, welche die Leberöffnungen zwischen sich fassen. Sie beginnen im ersten Darmschenkel, erreichen an den Öffnungen ihre größte Höhe und verstreichen allmählich im Mitteldarm. Gartenauers Auffassung, daß sie bei der Weinbergschnecke das Secret der einen Leber in den Vormagen, das der anderen in den Mitteldarm leiteten, wird von Jacobi, der die Verhältnisse bei *Amphidromus* und japanischen Heliciden untersuchte, bestritten. Doch ist wohl auch dessen Ansicht, daß die Richtung lediglich in den Mitteldarm führe, zu modifizieren (s. u.). Auch Taylors Anschauung, der in der Hauptfalte eine Typhlosolis zu gesteigerter Resorption erblickt, hat wohl nur bedingte Gültigkeit. Wichtiger scheint mir die Auffassung, die er aus der Form der Wülste bei *Amphidromus* ableitet, daß sie sich zum Verschluß aneinanderlegen und dem Abfluß des Secretes ein Hindernis entgegensetzen. Im Rectum treten wieder Längsleisten auf, bei *Amphidromus* erst ganz nahe am After. Am Beginn des Rectums, vor dem Eintritt in das Integument, liegt eine von Gartenauer beschriebene Rectaldrüse. Sie besteht aus kleinen Krypten, die miteinander verschmelzen können und von einem nicht wimpernden Drüsenepithel ausgekleidet sind, während das Epithel im Rectum flimmert. Die Drüsenzellen sind einfache Becherzellen, die auch sonst im ganzen Darm vereinzelt zwischen dem gewöhnlichen Epithel vorkommen, besonders an den Längsleisten.

Den *Helix*-Magen hat R. Monti histologisch analysiert. Sie unterscheidet: becherförmige Schleimzellen und cylindrisches Wimperepithel. Darunter liegen große Leydig'sche Bindegewebszellen, fibrilläres Bindegewebe, Pigmentzellen, glatte Muskelfasern und Gefäße, die von einem Endothel ausgekleidet sind. Außen folgt eine dünne Lage von Längsmuskeln und eine Lage von Ringmuskeln, endlich eine Bindegewebsschicht. Das reiche Gefäßsystem in den Längsfalten hat Nalepa studiert.

Die Angaben über die Verbreitung des Flimmerepithels lauten verschieden. Nach Nalepa wimpert bei der jungen *Helix* der ganze Darm, nachher scheinen sich die Cilien auf bestimmte Längsbahnen an den Leisten zu beschränken. Die Zellen sind an der Basis ausgefranzt wie bei der Haut.

γγ) Darm der Nacktschnecken (mit Ausnahme der Janelliden). (XVIII, 10; XIX, 1—7)

Der Darm der Limaciden, Arioniden, Oopelten, Urocycliden usw. zeigt mancherlei Besonderheiten, nämlich: Verlängerung der einzelnen Darmschenkel, Verschiebungen in der gegenseitigen Länge und in der Lage der beiden Lebern, überzählige Darmschenkel, starke Aufwindung und einen Blinddarm, dazu Abweichungen in der inneren Struktur. Es ist keineswegs gesagt, daß die Abweichungen überall auftreten; vielmehr zeigen sie sich in ganz verschiedenem Maße bei den einzelnen Gruppen. Die Halbnacktschnecken, wie die Parmariongruppe, *Parmarion*, *Microparmarion*, *Parmella*, *Parmacochlea* u. a. schließen sich, wie es scheint, ausnahmslos an die Heliciden s. lat. an, also an die vorige Gruppe, so daß man sie als Übergangsformen betrachten kann. Bei den Arioniden ist vielfach noch der Pylorusblindsack leidlich vom langen Vormagen oder Kropf abgesetzt, meist aber bilden beide ein fortlaufendes Rohr ohne Unterbrechung. Es wird bei der plumpen *Parmacella* zu einem weiten Sack. Auch führt diese Form insofern zu den Limaciden über, als noch ein Leberläppchen in dem hohlen Nucleus der Schale steckt. Wesentlich für den ganzen Situs ist die Länge des Darms hinter dem Magen. Denn wo sie beträchtlich zunimmt und der zweite Darmschenkel den ersten, also Ösophagus + Magen, übertrifft, da rückt die letzte Umbiegungsstelle, d. h. die zwischen drittem und viertem Schenkel, hinter die erste Beuge zwischen den ersten und zweiten Schenkel, d. h. hinter den Magen. Damit verschieben sich die Lebern. Wo der Magen die hinterste Stelle des Darms bildet, liegt die große Leber vorn zwischen den Darmschlingen, die kleine aber bildet als Hinterleber das Ende des Intestinalsacks. Wo aber der Magen weiter vorn liegt als die letzte Darmbeuge, da erweitert sich auch die Vorderleber mit den Darmschenkeln nach hinten, so daß sie, wiewohl vorn beginnend, zugleich die hintere Spitze bildet; die Hinterleber aber rückt nach vorn und stellt sich, wiewohl kleiner, der Vorderleber symmetrisch gegenüber, Vorder- und Hinterleber sind damit zur rechten und linken Leber geworden. Diese Umlagerung vollzieht sich bei verschiedenen Gruppen, zwischen *Limax* und *Agriolimax*, zwischen den europäischen und amerikanischen Arioniden. Zwischen *Limax* und *Agriolimax* vermittelt *Monochroma* insofern, als hier bei der Magenstellung von *Limax* die kleine Hinterleber auf der linken Seite bereits einen Lappen bis weit nach vorn vorschiebt in die künftige Stellung. Überzählige Schenkel entstehen hier nicht durch Interpolation zwischen den typischen, sondern durch Verlängerung über den Spindelmuskel hinweg; die Einschiebung trifft also die Stelle vor dem Rectum, wo bei *Limax* und verschiedenen Verwandten, *Limacopsis*, *Gigantomilax* u. a., ein fünfter und sechster Schenkel lagern. Dadurch erhalten die vorderen Darmbeugen feste Bestimmung, die erste, zwischen dem zweiten und dritten, schlägt sich unmittelbar über die vordere Aorta, die zweite, zwischen dem vierten und fünften, über den Columellaris.

Bei *Urocyclus* mit normalen vier Schenkeln führt die Verlängerung des Magens zu einer Verschiebung der beiden Lebermündungen. Sie sind um reichlich 1 cm voneinander getrennt.

Am Beginn des Enddarms, d. h. bei manchen *Agriolimax*- und Lytopelte-Arten am vierten, bei *Limax-Lehmannia* und manchen *Gigantomilax* am sechsten Schenkel, sitzt ein Blinddarm von verschiedener Länge, und auch bei den Ackerschnecken, die ihn nicht deutlich hervortreten lassen, deutet wenigstens eine plötzliche Verengerung mit einseitiger Ausladung seine Stelle an. Bei den Ackerschnecken krümmt sich das Coecum bisweilen zusammen und schlägt das kolbige Hinterende nach vorn. Bei den asiatischen Arten aber zieht es in der Medianlinie genau nach hinten. Ebenso, nur viel länger, verhält sich dieses Coecum bei den Lehmannien und asiatischen *Gigantomilax*, wo es unmittelbar unter dem Kiel bis ans Ende der Leibeshöhle sich erstreckt. Babors Angabe, daß es bei *Limax* (*Lehmannia*) *flavus* aus der Verschmelzung eines langen fünften und sechsten Schenkels hervorgegangen sei, hat sich nicht bestätigt. Die Struktur dieses Coecums, in dem niemals Nahrungsteile gefunden werden, ist dieselbe wie die des Darms. Höchstens bei *Agriolimax agrestis* von den Kerguelen drängte sich höheres Epithel zu einzelnen Polstern zusammen, so daß man an eine Rectaldrüse denken könnte*). Mir scheint eine Vermutung näher zu liegen, nämlich die, daß wir es in diesem Blinddarm mit dem ursprünglichen Enddarm zu tun haben**). Wir würden damit zu einer ähnlichen Lage des Afters kommen, wie etwa bei *Doris* unter den Opisthobranchien. Der Enddarm wäre als selbständige Ectodermeinstülpung aufzufassen, die mit dem Pneumostom und Genitalporus nach vorn verlagert wäre und sich nachträglich mit dem Darm verbunden hätte, so zwar, daß die Vereinigungsstelle allmählich nach vorn gerückt und bei einzelnen Formen der Rest des Darms als Coecum in ursprünglicher Lage erhalten geblieben wäre. Vielleicht kann die Entwicklungsgeschichte künftig darüber entscheiden. Möglicherweise stellt die Schwanzdrüse der Arioniden und Zonitiden einen Rest der embryonalen Podocyste dar und beide zusammen das ursprüngliche Protodacum**).

Mit der Verlängerung des Magens ergeben sich Strukturänderungen. So treten bei großen *Paralimax* aus dem Ösophagus zwar zahlreiche dichte Längsfalten ein, aber sie werden bald ersetzt durch viel weitere Längs- und Querleisten, die ein Netzwerk bilden von oblongen Maschen verschiedener Größe und Dichte, deren unregelmäßig wechselnde Anordnung s. XIX, 7. Man kann bemerken, daß frisch getötete *Limax* oft ähnliche Wabenstruktur zeigen. Konservierung und Magenfüllung ändern das Relief. Bei *Urocyclus* fand ich die hohen Längsleisten, wie überall, im

*) Simroth. Die Landnacktschnecken der deutschen Südpolar-Expedition 1901 bis 1903. In dem Werke: Deutsche Südpolar-Exped. 1910.

**) Simroth. Über den Darm der Pulmonaten. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Leipzig 1910.

Schlund und Enddarm; im Magen trat eine Doppelfalte hervor, welche die Leberöffnungen zwischen sich faßte und als niedrige, bräunlich drüsige Stränge mit manchen Querbrücken weit in den Mitteldarm reichte. *Paralimax* hat Längsfalten wie im Schlund ebenso im ersten Teile des Mitteldarms. Täuber beschreibt aus dem Mitteldarm von *Paralimax* reiche einzellige Drüsen, die als Becherzellen im Epithel liegen, aus dem Enddarm dagegen solche, die unter dem Epithel ihren Zellkörper haben, ähnlich also wie bei den Janelliden (s. o.).

Mit den Janelliden hat der Darm der übrigen Nacktschnecken nicht nur die größere Länge, sondern auch die viel stärkere Aufwindung und Zusammenknebelung in toto gemeinsam; der einzelne Schenkel kann in einer Spirallinie mehrere Umgänge beschreiben. Man kann daher, wie es Pfeiffer bei *Triboniophorus* getan hat, weit mehr Schenkel herausrechnen, wenn man diese Komplikation berücksichtigt. Für die Erkennung des Grundplanes kommen aber nur die vorderen und hinteren Darmbeugen in Betracht. Die Aufwindung ist nach den Gattungen sehr verschieden, so zwar, daß sowohl innerhalb der Limaciden wie Arioniden die beiden Typen vorkommen, bei denen die linke Leber vorn oder hinten liegt, entsprechend einem kurzen oder langen ersten Darmschenkel.

Anomalie im Verlauf des Darmkanals.

Hier dürfte nur ein *Arion Simroth* Künkel zu erwähnen sein, der durch bruchsackartige Vorwölbung des Mantels einen Rückschlag vortäuschte. In der Tat hatte sich der Eingeweidesack hauptsächlich in den Bruchsack zurückgezogen wie bei einer Gehäuseschnecke, aber der Verlauf der Darmschenkel war ganz unregelmäßig, der lange Magen hatte sich in **S**-förmiger Schleife zusammengelegt, und der Darm beschrieb eine ganze Reihe ungeordneter Schlingen. Der Rückschlag war zum mindesten ohne Beziehung zum Darm (100).

Leber und Verdauung der herbivoren (omnivoren) Stylommatophoren (XVIII, 8, XIX, 12—17).

Für unsere gemeinen Arten von *Helix*, *Limax* und *Arion* haben wir die ausführlichsten Untersuchungen. Wenn Frenzel auf weiter Grundlage in den verschiedenen Lebern der Mollusken allerlei Einschlüsse nachwies, die zum großen Teile noch der physiologischen Aufklärung harren, wenn Levy Beiträge gab zum physiologischen Verhalten der Mitteldarmdrüse der Weinbergschnecke, so kommt doch für die Kenntnis der einzelnen Zellen in erster Linie die Arbeit von Barfurth in Betracht, und die weitgehendsten Aufschlüsse über die Verdauung verdanken wir Biedermann und Moritz, denen wir zunächst folgen (691). Ältere Angaben, wie die von Cl. Bernard u. a., die bald Zucker, bald Gallenfarbstoffe gefunden haben wollten, haben nur noch historischen Wert. Sie wurden bereits

von Frédéricq 1878 zurückgewiesen. Yung, bereits auf Barfurth fußend hat ausführliche Untersuchungen über die Verdauung angestellt.

Die einzelnen Leberfollikel sind unregelmäßig mit namentlich stark wechselndem Lumen, das zu einem schmalen Spalt zusammensinken kann. Ebenso wechselnd scheint das Bindegewebe, das die Leber durchsetzt. Es ist teils fibrillär, teils von großen Leydigschen Zellen und Muskelfasern durchsetzt. Bei *Limax* tritt es am meisten zurück.

Die Sekretzellen, wie Biedermann und Moritz die von Barfurth als Fermentzellen, von Frenzel als Keulenzellen oder keulenförmige Fermentzellen bezeichneten Elemente nennen, enthalten in einer Vacuole derbe Secretkugeln, die entweder gelb oder gelbbraun oder dunkelrotbraun erscheinen. Bei den ersteren enthält die Vacuole eine gelbliche, bei den dunkeln eine klare Flüssigkeit. Glycerin und Alkohol haben auf die Secretkugeln keine Wirkung, ebensowenig im allgemeinen Säuren, schwache noch eher als selbst konzentrierte Schwefelsäure, dagegen werden sie durch Alkalien stark angegriffen und schließlich entfärbt. Wasser läßt durch Osmose zunächst die Vacuole aufquellen und dann platzen, wobei Eiweißgerinnsel auftreten; schließlich wird auch die Secretkugel entfärbt. Das Ergebnis ist, daß die dunkeln Kugeln die Vorläufer der hellen sind, und daß die austretende farbige Flüssigkeit das eigentliche Secret darstellt. Dem entspricht es, daß nach Fütterung die hellen Kugeln überwiegen, im Hungerzustand und während der Winterruhe dagegen die dunkeln, wodurch das stark wechselnde Colorit der ganzen Leber bedingt wird. Junge Secretzellen sind länglich und enthalten viele Vacuolen, jede mit einer anfangs minimalen, noch hellen Secretkugel. Allmählich tritt Zusammenfluß ein. Unsicher sind Zellen, die bei *Helix hortensis* blasse Kugeln enthalten, die höchst widerstandsfähig gegen Säuren und Basen, aus kleinen Kugeln durch Verschmelzung entstanden und bisweilen konzentrisch geschichtet sind. Einmal waren sie himmelblau, bei einem Hungertier.

Die Zellen, welche Barfurth Leberzellen, Frenzel Körnerzellen nennt, fassen Biedermann und Moritz als Resorptionszellen auf. Sie erheben sich meist über die Secretzellen und ragen mit dem freien, keulenförmig angeschwollenen Ende zottenartig in das Lumen der Acini hinein. Sie sind namentlich im freien Teil von Vacuolen durchsetzt, welche Eiweißeinschlüsse als Reservestoff enthalten. Ebenso beherbergen sie Fett und Glykogen. Nach längerem Hungern verschwinden alle Einschlüsse. Gelbe Tropfen, die gelegentlich in Menge sich finden und die Vorgänger zur Annahme führten, daß diese Zellen ein Secret lieferten, fassen Biedermann und Moritz umgekehrt als aus den Secretzellen stammendes, in den Darm entleertes und von den Resorptionszellen wieder aufgenommenes Secret auf. Gelbe krümelige Massen, die in den Nebenräumen des Cytoplasmas, aber nicht in eigentlichen Vacuolen liegen, und die bei beiden Zellsorten vorkommen, sind nicht Excrete, sondern An-

zeichen einer regressiven Umbildung in alternden Zellen, die abgestossen werden.

Die Kalkzellen endlich, mehr basal gelegen, enthalten Calciumphosphat in dichten Körnern, wie es scheint, in eine organische Grundmasse eingelagert, dazu ebenfalls Fett. Daß die Kalkspeicherung in der Leber mit der Bildung des an Phosphat reichen Epiphragmas zusammenhängt, wurde bereits besprochen (S. 201). Andererseits fällt auf, daß die Kalkzellen bei *Limnaea* und *Planorbis* fehlen, dagegen bei den Nacktschnecken reichlich vorhanden sind. Ob man daraus mit Barfurth auf Beziehungen zwischen dem Kalk der Leber und der Schleimabsonderung in der Haut schließen darf, bleibt vorläufig ebenso unsicher, wie die Abhängigkeit der äußeren Färbung von der Farbe der Leber, die Barfurth bei *Arion empiricorum* zu erkennen glaubte.

Die organische Masse der Leber ist im Winterschlaf dieselbe wie im Sommer nach Levy. Nur Zucker und Fett verschwinden. Im Winter läßt sich in der Asche eine Spur von Kieselsäure nachweisen, nicht dagegen während der guten Jahreszeit, mithin ebenso wie bei der Radula (s. o.). Gallenfarbstoffe konnte Levy so wenig nachweisen, wie seine Vorgänger, Hammarsten u. a. Krukenberg unterschied ein besonderes Helicorubin. Das besondere Achrooglykogen, das Landwehr angab, scheint nicht zu existieren. Diese Angaben beruhen auf Analysen, die ohne Rücksicht auf die histologischen Veränderungen gemacht wurden.

Die Wirkung des in den Magen ergossenen braunen Lebersaftes hat sich erst sehr allmählich einigermaßen aufklären lassen, besonders unter Zuhilfenahme der mikroskopischen Bilder. Frédéricq und Barfurth stützten sich vielfach auf Krukenberg, der aber namentlich durch Zusätze von Alkalien, anorganischen und organischen Säuren zu falschen Schlüssen kam, Unterschiede zwischen Limaciden und *Helix*, ja sogar zwischen *Arion ater* und *A. rufus* zu finden glaubte, ein besonderes Helicopepsin aufstellte u. dergl. Yung kam der Wahrheit näher. Biedermann und Moritz kritisierten alle die früheren Ergebnisse und kamen namentlich durch Vergleich mit Insekten zu bestimmten Folgerungen. Danach werden Kohlehydrate verdaut, wiewohl von gierig aufgenommenem Mehlbrei nach 5 bis 10 Stunden der größte Teil unverdaut entleert wird; Cellulose wird von den Versuchsschnecken viel energischer gelöst als von Raupen z. B., von einem Blatt bleiben namentlich die obere und untere Epidermis, sowie die (verholzten) Gefäßbündel übrig; gelöstes Eiweiß wird resorbiert, sowohl das, was im Magensaft aus der Leber stammt, als Hühnereiweiß, welches dem Mehl zugefügt wurde. Dagegen ist kein proteolytisches Ferment vorhanden, festes Eiweiß, Muskelfasern u. dergl. werden nicht weiter verändert, als in Wasser, schwachen Säuren usw. Fraglich bleibt es dabei noch, ob dessen Verdauung etwa in den Leberacinis bei direkter Berührung mit den Resorptionszellen möglich ist. Es wird durch weitere Versuche bewiesen, worauf wir gleich zurückkommen. Frischer Leber-

und Magensaft reagiert höchstens schwach sauer, später wird er dagegen stark sauer, weil aus dem Glykogen durch Gärung Milchsäure entsteht, welche eine weitere Fäulnis antiseptisch verhindert.

Die direkte Beobachtung der freigelegten Leber zeigt lebhafte Bewegungen. Die Muskulatur des Magenblindsacks bewirkt von Zeit zu Zeit starkes Einströmen des Chymus in die Leber, wobei die feineren Partikel, Stärke und Chlorophyll zumal, bis in die feinsten Acini vordringen. Dem gegenüber machen sich feinere Strömungen bemerklich, die wieder aus der Leber herausführen. Sie beruhen teils auf dem Wimperepithel der Lebergänge, teils auf den Kontraktionen der Eigenmuskulatur der Drüse. An den herausgeschnittenen Stücken sieht man noch stundenlang feine, langsame Pulsationen, ähnlich wie etwa in der äußeren Haut in den Runzeln. Da ergibt sich, daß die Nahrungsaufnahme durchweg in der Leber geschieht. Bei Fütterung mit Mehlbrei, dem fein verteiltes, durch Carmin rotgefärbtes, geronnenes Hühnereiweiß zugesetzt wurde, dringen nur die Stärkekörnchen bis in die letzten Spalträume vor, das Eiweiß wird dagegen gleich aufgenommen, wie man an dem zarten Rot der Resorptionszellen erkennt. Der unmittelbare Vorgang wurde indes nicht beobachtet, denn er vollzieht sich anscheinend sehr schnell und zeitlich verschieden bei den einzelnen Individuen. Die Fettaufnahme wird durch ein stark wirkendes Steapsin vermittelt. Sie geschieht nicht, wie Levy u. a. glaubt, durch Emulsion, sondern durch Verseifung und Abspaltung. Dann erst wird innerhalb der Resorptions- und Kalkzellen wieder synthetisch Fett gebildet. Ja das Fett in diesen Zellen stammt nicht nur aus aufgenommenem Fett, sondern ebenso aus Kohlehydraten. Bei Fettfütterung (Mehl mit Rahm) zeigen sich die Fetttröpfchen in den Zellen erst mehrere Stunden später, ein Beweis für die Aufnahme in anderem Zustande. Bei Brotfütterung wird viel Fett gebildet, indem die Stärke sowohl in Glykogen, als in Fett verwandelt wird. Reihen feiner Fetttröpfchen, besonders in der unteren Hälfte der Zellen, zeigen den Weg der intracellulären Wanderung an. Bei *Helix* bleiben die Tröpfchen klein, bei *Limax maximus* fließen sie oft zu großen Tropfen zusammen. Das Fett so gut wie das Glykogen, findet sich nach einigen Stunden in den Leydigschen Zellen, im bindegewebsarmen *Limax*-Darm dagegen in den Darmepithelien selbst. Wäre da nicht ein Fragezeichen am Platze, ob nicht hier doch eine unmittelbare Resorption durch das Epithel statt hat? Der Umweg aus der Leber in das Darmepithel durch die Hämolymphe erscheint kaum nötig, besonders da sich ein abweichender Verdauungsmodus bei den Raublungenschnecken fast mit Sicherheit erschließen läßt (s. u.).

Von besonderem Interesse ist noch der von Biedermann und Moritz erbrachte Nachweis, wie bei *Helix* die Excremente zustande kommen. Sie zeigen, je nach der Nahrung, einen dickeren oder dünneren inneren, aus Nahrungsresten zusammengesetzten, vielfach gewundenen

Faden in einer dicken Schleimumhüllung. Der Schleim stammt aus den reichlichen Becherzellen des Dünn- und Enddarms, der Faden dagegen aus der Leber. Und da kommt die hohe Falte in Betracht, welche nach Gartenauer von den Lebermündungen in den Mitteldarm führt. Sie legt ihren freien Rand so gegen die Darmwand, daß ein abgeschlossenes Rohr entsteht, durch welches der Leberinhalt in den Darm gelangt (Textfig. 118). Dabei ist es interessant, zu sehen, wie die Leber die Nahrungsteile gesondert in den Kot eintreten läßt. Zugesetzte Farbstoffe sind bald dem Faden beigemengt, bald scharf getrennt, so daß sie ihn umhüllen.

Für *Helix* und *Arion*, schon fraglicher für *Limax maximus*, dürfte somit bewiesen sein, daß die gesamte Verdauung, Lösung, Resorption und eventuell unmittelbare (phagocytäre) Eiweißaufnahme lediglich in der Leber statt hat. Die Mitteldarmdrüsen, den seitlichen Taschen in der ganzen Länge des Neomeniendarms homolog, übernehmen ausschließlich die Digestion. Die Gewohnheiten der Schnecken bringen es mit sich, daß die Vorräte während der oft langen Hungerpausen nur allmählich aufgebraucht werden und Fett wie Glykogen erst nach mehreren Wochen verschwinden, und daß andererseits nach dem Wiedererwachen sehr große Nahrungsmengen aufgenommen werden, deren Ausnutzung nur eine beschränkte ist.

Fig. 118.

Aus einem Querschnitt durch den Intestinalsack von *Helix*, der den Anfang des Mitteldarmes mit der Falte trifft. (Nach Biedermann.)

Innervierung.

Für die Bewegung der Leber ist die Beobachtung Nalepas von Wichtigkeit, wonach das gangliöse Nervennetz des Darms sich bis auf die kleinen Leberacini erstreckt. Die Maschen werden dabei spärlicher und die Ganglienzellen kleiner.

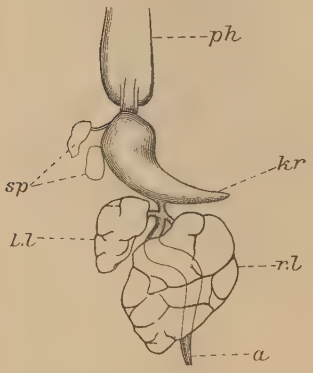
δδ) Darm der Raublungenschnecken (XIX,9—11).

Wie *Atopos* seinem Gebisse nach hier stehen würde, im übrigen aber ganz außerhalb der Gruppe bleibt, so zeigen auch die übrigen „Testacelliden“ ihren auf Konvergenz beruhenden lockeren Verband durch großen Wechsel in der Ausbildung des Darmkanals. Gleichwohl läßt sich eine gemeinsame Tendenz erkennen, nämlich die Beschränkung des Magens auf die Ösophaguserweiterung oder den Kropf und die daraus folgende Einmündung zweier symmetrischer Lebern, einer rechten und einer linken, in einen Darmabschnitt von gewöhnlichem, engem Lumen. Anhänge, wie Blinddarm, Divertikel, Rectaldrüse, scheiden beinahe ganz aus. Oft zeigt sich Neigung zur Darmverkürzung. Aber alle diese Dinge sind mehr nebensächlich, denn der Übergang von den verschiedensten Gruppen her läßt noch allerlei Andeutungen zurück.

Als ein Paar Formen von noch fremdem Habitus erscheinen etwa *Plutonia* und *Parmacellilla*. *Plutonia* hat noch nach dem kurzen Ösophagus einen langen Magenschlauch bis zur ersten Darmbeuge, wo die beiden Lebern in den Pylorusblindsack münden; dann folgen drei weitere Schenkel, etwa wie bei einer *Vitrina* oder *Helix*, zu denen sie nach der Konfiguration des Darms zu stellen wäre.

Anders schon bei *Parmacellilla* (Textfig. 119). Auf den kurzen Ösophagus folgt der Magen als Vorderdarmerweiterung, an die sich ein relativ kurzer Darm so ansetzt, daß der Magen mit einem spitzen Blindsack nach rechts darüber hinausragt. Die beiden Lebern münden einander gegenüber in den engen Darm; die linke zeigt noch durch ihre Kleinheit, daß sie der Hinterleber der vorigen Gruppen entspricht. Der Magen hat verschiedene Systeme von Falten. Das eine umgibt ringförmig die Pylorusöffnung. Das andere geht in den Blindsack hinein, dessen eine Wand es der Länge nach furcht. Dieser Blindsack steht innerhalb der Stylommatophoren vollkommen vereinzelt, und ich möchte kein Bedenken tragen, ihn bei der primitiven Stellung der *Parmacellilla* als ein Homologon des Krystallstielsackes zu betrachten, freilich in anderer Ausbildung als bei *Amphibola*, auch ohne Krystallstiel.

Fig. 119.



Darm von *Parmacellilla*. *a* After. *kr* Krystallstielsack. *l.l* linke, *r.l* rechte Leber. *ph* Pharynx. *sp* Speicheldrüsen. (Original).

Daudebardia und *Testacella* haben einen kurzen Ösophagus, der sich zum großen Magen erweitert. Nach der Verengerung münden die Lebern ein, in ganz ähnlicher Weise und Stellung wie bei *Parmacellilla*. Plate redet noch von Vorder- und Hinterleber und läßt den Ductus hepaticus der ersteren dorsal, den der zweiten gegenüber ventral eintreten. Da er aber selbst auf die Drehung des Magens nach links hinweist, sind Lebern und Mündungen einfach als rechte und linke zu unterscheiden. Nachher wendet sich der Darm wieder auf eine kurze Strecke nach vorn, um dann in einem dritten langen Schenkel zum After zu ziehen, vor welchem er sich mit dem Ureter zu einer kurzen Kloake vereinigt. Bei einigen Testacellen bildet die zweite Hälfte des letzten Schenkels noch eine spindelförmige Erweiterung. Es versteht sich von selbst, daß die starke Kontraktionsfähigkeit dieser Tiere entsprechende Verlagerung des Darms zur Folge hat. Wir haben also im ganzen drei Darmschenkel; und es mag eingeschaltet werden, daß Taylor, der den ersten oder Magenschenkel bei Seite läßt, solche Formen als Dichodroma bezeichnet. Ihnen sollen die Heliciden als Trichodroma und *Limax* als Pentadroma gegenüberstehen. Der Ösophagus hat unten niedrige, oben höhere Längsfalten

(Plate), im Magen werden sie durchweg höher und bekommen Seitenzotten, während sich niedrige Leisten einschieben. Lacaze-Duthiers hat das reiche Gefäßsystem darin nachgewiesen, ähnlich Nalepa (s. o.), und Plate bemerkt, daß bei stärkerer Füllung die Falten des Magens, vielleicht auch die des Schlundes, vollkommen sich glätten und verschwinden können. Längsfalten treten wieder im Rectum auf. Die Falten des Vorderdarms wimpern an den Seiten, hinter der Leber flimmert der ganze Darm. Zu dem cylindrischen Wimperepithel treten einzellige Drüsen, deren Körper unter der Epithelschicht liegt. Da sie bei *Daudebardia* erst hinter den Lebern und dann in großer Menge auftreten, will Plate deren Magen bis zu den Lebergrenzen rechnen, bemerkt aber, daß er die Drüsenzellen bei *Testacella* auch im Magen gefunden habe, daher die Abgrenzung auch hier wieder unsicher wird. In der Leber von *Daudebardia* findet derselbe Autor nur zwei Zellsorten, Leber- und Kalkzellen, bei *Testacella* glaubt er auch Fermentzellen unterscheiden zu können. Noch mag bemerkt werden, daß am Anfange des Testacellenmagens sich Mesenterialbänder ansetzen, die ihn an das Integument heften, ähnlich wie bei einzelnen *Vaginula* (s. o.).

Fig. 120.

Stück des Magens und Mitteldarmes von *Daudebardia (Libania) Saulzyi*, mit einem Regenwurm, dessen Vorder- und Hinterende aus dem Munde der Schnecke herausragten, während die Mitte bereits verdaut war. (Nach Simroth.)

Für die Verdauung ist die Beobachtung maßgebend, wonach man im Magen der Schnecke das Mittelstück eines Lumbriciden finden kann, dessen Vorder- und Hinterende noch unversehrt und vermutlich lebend aus dem Munde herausschauen (Textfig. 120). Vom Mittelstück ist nur die Chitincuticula der Haut vorhanden, als Beweis, daß die Auflösung des Wurmes innerhalb des Magens geschieht, wobei die Fermente entweder osmotisch durch die Haut des Wurmes oder unmittelbar durch die Poren der Segmentalorgane wirken mögen. Es bleibt noch zu untersuchen, ob die Fermente allein in der Leber oder auch in der Magenwand gebildet werden, ebenso ob die Resorption allein in der Leber oder auch im Magen stattfindet.

Für *Paryphanta*, *Rhytida* und verwandte liegen die Arbeiten von Beutler und M. Woodward vor. *Paryphanta* bietet mancherlei Abweichungen. Der Ösophagus ist lang, der Magen hört nicht mit den Lebergängen auf, sondern es ist noch ein Stück des Darms durch seine Weite und seinen Muskelreichtum als Pylorusabschnitt gekennzeichnet. Der lange nach *Helix*-Art aufgewundene Mitteldarm geht fast unvermerkt in den Enddarm über, der sich im After in die durch Pigmentmangel gekennzeichnete Analrinne öffnet. Der Ösophagus trägt Längsleisten, wie der Magen und wie der Mitteldarm. In letzterem werden sie nur niedriger und verschwinden da, wo blasige Erweiterungen mehr Chymus einschließen.

Einzellige Drüsen sind dem Epithel durchweg eingelagert, auch in den freien Lebergängen. Die im Schlund scheinen durch besondere Tinktionsfähigkeit ausgezeichnet. Dichte Häufung im Pylorusteil des Magens und im Beginn des Rectums. Die Leber enthält die dreierlei Zellen, die Leberzellen haben ihre Secrettröpfchen nicht nur in Vacuolen, sondern auch frei im Plasma, die Kalkzellen treten nur bei einem jugendlichen Individuum auf, die Fermentzellen sind am seltensten. Am Ösophagus sind die reichlichen Längs- und Ringmuskeln nicht nach Schichten geordnet, sondern durchflechten sich.

Die verschiedenen nackten Testacelliden des Kaukasus schließen sich mehr an die echten Testacelliden an, abgesehen von der Richtung des Enddarms, die durch die vordere oder hintere Lage des Pneumostoms bedingt wird. Ebenso unwichtig ist die durch die Länge des Pharynx bedingte Differenz, welche den kurzen Schlund bei *Selenochlamys* nach vorn, bei den übrigen nach hinten verlaufen läßt. In übrigen folgt ein dickwandiger Magen, der bei den Lebermündungen bereits wieder zum gewöhnlichen Darm geworden ist, wenigstens dem Lumen nach. Die Lebermündungen liegen einander gegenüber, höchstens etwas gegeneinander verschoben, so gut wie die Speicheldrüsen eine wechselnde Lage haben können, bald symmetrisch zu beiden Seiten des Magens, bald dagegen die linke vor ihm, die rechte weiter hinten an seiner Seite, Dinge, aus denen man ebenso gut eine verschiedene Beziehung der Magenwände bei den einzelnen Gattungen herleiten könnte. Eine solche könnte man auch aus der Form des Magens selbst erschließen. Bei *Trigonochlamys,* wo ihn die Speicheldrüsen symmetrisch einschließen, geht er vorn kontinuierlich in den Schlund über, hinten ist er aber abgerundet, so daß der Darm mit den Ductus hepatici scharf sich absetzt. Bei *Pseudomilax* ist der Absatz an der Cardia und am Pylorus gleich gut ausgebildet, bei den übrigen, *Phrixolestes, Hyrcanolestes, Chrysalidomilax,* ist der Absatz vorn scharf, hinten dagegen verjüngt sich der Magen allmählich. Bei *Phrixolestes* setzt sich vorn rechts, hinten beiderseits am Magen je ein muskulöses Mesenterialband an, das den Magen am Integument befestigt. Es versteht sich von selbst, daß solche Bänder nur da auffielen, wo sie besonders stark entwickelt waren. In schwächerer Ausbildung entziehen sie sich leicht der Beobachtung. Bei *Chrysalidomilax* fiel hinter den Lebergängen eine nochmalige, fast kugelige Erweiterung des Darms auf. Im allgemeinen ist bei allen diesen Formen der Magen kurz und dickwandig, wobei im Innern die Falten und Zotten so überwiegen, daß nur mehr die Vertiefungen zwischen ihnen ins Auge fallen.

Die Gruppe der Glandiniden endlich unterscheidet sich durch den langen, in vier Schenkel gelegten Darm, wodurch sie sich an *Paryphanta* anschließen würde. Der Ösophagus ist länger, am kürzesten noch bei *Salasiella*; dann folgt ein Magen, dessen Vorderende kropfartig vorspringt, nach hinten aber allmählich in den Darm übergeht. Seine Längsfalten

lassen eine Stelle frei, gewissermaßen als Verlängerung des Schlundes. Die beiden Lebergänge münden normal gegenüber in den Darm. Strebel bezeichnet eine mäßige Erweiterung dieses Darmteiles, die aber nur gelegentlich beobachtet wurde, als zweiten Magen. — —

Die vergleichende Übersicht folgt erst weiter unten.

Faeces.

Die Losung erlaubt, bis zu gewissem Grade auf die Schnecke zu schließen, der sie entstammt, doch sind die Differenzen beschränkt oder noch nicht genügend beachtet. Die Faeces der Heliciden, Arioniden usw., ebenso aber auch die der Glandiniden werden in langen Würsten entleert, die von *Limax* in kurzen Spindeln, dem Mäusekot ähnlich. Man findet sie im Enddarm gehäuft, so daß sie in paralleler Anordnung und schräger Stellung dicht hintereinander liegen. Es wird dann meist auch eine Anzahl in einem Haufen ausgestoßen. Über die Beziehung der Nahrungsreste aus der Leber zum Schleim des Darms s. o.

3. Regeneration des Darmepithels (XVIII, 11).

Seit Sempers Untersuchungen taucht wiederholt die Angabe auf, daß das Darmepitheil nach Zeiten des Hungers, besonders des Winterschlafs, sich erneuere. Gartenauer macht derartige Angaben für die Weinbergschnecke, Täuber für *Paralimax*. Leider fehlt bei dieser Nacktschnecke die Angabe der Fangzeit. Die Bestätigung lieferte Rina Monti am *Helix*-Darm. Sie fand nicht nur während der Winterruhe, auch unmittelbar nach dem Erwachen im Frühling deutlich in gewissen Abständen mitotische Zellteilung. Und doch lauten die Angaben von Gartenauer und Täuber für die Weinbergschnecke anders. Auch Täuber kommt zu den Schluß, daß erzwungenes Hungern während des Sommers keine Neubildung des Epithels im Gefolge hat. Es erfolgt nur nach Schluß der Winterruhe. Da wird zunächst der Kern kleiner, dann nimmt er die alte Größe wieder ein und streckt sich schließlich in die Länge, er wird stäbchen- bis kommaförmig. Jetzt werden die Zellen abgestoßen, einzeln oder in kleineren Fetzen, nicht gleichzeitig auf einmal, sondern so, daß noch beliebig vereinzelte Zellen stehen bleiben und erst später folgen. Jetzt lockert sich das subepitheliale Bindegewebe an der freien Fläche auf, und es erscheinen in ihm hier und da freie Kerne, von denen die Bildung des neuen Epithels ausgeht. Ähnlich lautet Gartenauers Darstellung. Die weitere Untersuchung, ob hier wirklich mesodermale Bindegewebszellen (Hämolymphzellen?) vikariierend eintreten oder ob sich's um zurückgebliebene epitheliale Reservezellen handelt, ist Täuber uns leider schuldig geblieben. Die Entscheidung wird durch die Schnelligkeit, mit der sich die Neubildung vollzieht, wesentlich erschwert.

Nalepa weist darauf hin, daß die Erneuerung im Pharynx anders geschieht als im Darm. Im Pharynx wird die dicke Cuticula im Ganzen abgestossen, so daß die Zellen daran bleiben (XVIII. 11). Diese reißen

indes oberhalb der Kerne ab, von denen aus die Zellen wieder vervollständigt werden.

Bei der Unsicherheit, die dem Kapitel noch anhaftet, ist namentlich darauf hinzuweisen, daß wir die Gruppen, bei denen eine durchgreifende Regeneration des Darmepithels vorkommt, noch nicht entfernt angeben können. Vorläufig scheint es, daß nur die Formen in Frage kommen, die einen regelrechten Winterschlaf halten. Wieweit ein ähnlicher Trockenschlaf bei Tropenbewohnern eintritt und ob er ähnliche Konsequenzen hat, ist durchaus unbekannt.

g. Die Nahrung.

Die übliche Auffassung, daß die Mehrzahl der Pulmonaten herbivor sei, die Agnathen s. lat. aber carnivor, scheint nur der Ausdruck der be-) sonders augenfälligen Extreme. Allerdings ist bei jenen (nach Biedermann ein Cellulose lösendes Ferment stärker ausgebildet als selbst bei den Insekten, die trotzdem in viel innigere Wechselbeziehungen zur Pflanzenwelt getreten sind, als die Lungenschenken; Spezialisten gibt es unter diesen nicht, wenigstens nicht unter den herbivoren. Sie finden wir bloß unter Raublungenschnecken, insofern als sie entweder auf Lumbriciden oder auf andere Gastropoden angewiesen sind, anscheinend mit Ausschluß aller übrigen Tiere. Und doch möchte sich's fragen, ob es überhaupt ein rein herbivores oder carnivores Pulmonat gibt. Freilich unsere großen Helices erscheinen zunächst wohl als reine Krautfresser, ebenso die *Arion*-Arten. Aber *Helix desertorum* nimmt in der Sahara den Darm voll Sand und gedeiht ausgezeichnet bei der Ausnutzung der niederen Algen, Protococcen u. dergl., denen der nächtliche Tau für ihr Wachstum genügt. In Oberitalien sah ich große *Pomatia*-Arten an Mauern und Felsen dem Thallophyten-, Algen- und Flechtenüberzug nachgehen, und ihre Faeces bezeugten, daß manches Sandkorn mit aufgenommen war und unverändert den Darm passiert hatte. Die Jungen von *Arion circumscriptus* und *hortensis* fressen mit Vorliebe an gefallenem Obst, *A. empiricorum* verschlingt Exkremente oder den von dem Fuß eines Spaziergängers getöteten Artgenossen, wie er ebenso an den Bäumen emporsteigt, um die an der Wetterseite massenhaft sitzenden Culicidenleichen abzuweiden, sei es, daß die Mückenkörper, sei es, daß die Entomophthora, denen jene erlagen, ihn anziehen. *Arion subfuscus* wird fast ausschließlich an Pilzen gefunden. Ähnlich verhalten sich die *Limax*-Arten. Im Freien bevorzugen die meisten Pilze, die mit den verwandten Flechten die Hauptnahrung ausmachen; *L. arborum* weidet die niedrigen Flechten ab, *L. tenellus* ist lediglich auf Hutpilze angewiesen, in der Jugend auf unterirdisches Mycel, erwachsen auf Sporenträger, wobei die Sporen unverdaut den Darmkanal passieren und die Keimfähigkeit behalten. Stahl betrachtet mit Recht *Limax cinereoniger*, *L. tenellus* und *Arion subfuscus* im Freien als Spezialisten, die auf Pilze beschränkt sind. Pilznahrung, die ausgelaugt wurde

durch Alkohol, verschmähen sie zunächst oder beachten sie nicht, während sie umgekehrt von *Helix*-Arten gleich angenommen wird. Die Ackerschnecken findet man an und über der Baumgrenze in den Alpen regelrecht an Pilzen, da sie doch sonst als arge Schädlinge der Kulturpflanzen gelten und im achtzehnten Jahrhundert deshalb eine Literatur hervorgerufen haben (67). Aus der nordrussischen Tundra kommen die beiden einzigen Nacktschnecken, *Agriolimax agrestis* und *Arion subfuscus*, nach den Angaben der Sammler stets von Hutpilzen. Von den Pilzen aus ist *L. flavus* zur Speicherschnecke geworden, die zarte Gemüse, Salat, Blumenkohl u. dergl., aber auch Rahm bevorzugt. *L. cinereus* wird wohl zur Plage in Gewächshäusern, wo er den jungen Pflanzen nachstellt, so gut wie gelegentlich eine *Vaginula* in einer Kaffeeplantage als Schädling auftritt, nach Cockerell, oder Trichotoxon in Ostafrika. Die Jungen von *L. maximus* zog Künkel mit Salat und Mohrrüben auf, erklärt aber, daß er sie im Freien ausschließlich an Hutpilzen getroffen habe, was ganz dem *Limax fungivorus* Poll. entspricht, der nichts ist als der junge *L. maximus*. Wenn Plate mir gegenüber betont, daß er *Amalia marginata* lange Zeit bei Salatfütterung in vollem Wohlsein erzogen habe (954), so erwidere ich, daß ich die oberitalienischen *A. marginata* und *gracilis* massenhaft an Pilzen erhielt, und nur *A. gagates* im Freien als Krautfresser beobachtete. An Hutpilzen trifft man an Clausilien, kleine *Helix*, ja selbst *Testacella Maugei*. Das Mycel, das an Baumstümpfen sich zwischen Holz und Rinde drängt und das Cambrium aufarbeitet, macht gerade diese aus anderen Gründen bevorzugte Stelle zur ergiebigen Nahrungsquelle, wo wir nicht nur neben unseren Nacktschnecken Clausilien, Patuliden und andere primitive Formen antreffen, sondern selbst die landbewohnenden Oncidiiden (Plate), wie auch Ostracolethe schwarzen Humus im Magen hatte. Clausilien aber weiden sonst Flechten und einzellige Algen ab, so gut wie Pupen, Buliminiden u. dergl. Und wieder sind es die Rostpilzflecke der großen Blätter von Petasites, Tussilago, Adenostylus u. dergl., die fast allein von kleinen Pupen abgenagt werden, so daß die Blätter über und über durchlöchert sind; und selbst unsere *Tachea hortensis* und *nemoralis* gehen zuerst diesen Ächidien an den Sträuchern nach, ehe sie die benachbarte Blattfläche angreifen und herbivor werden. Die Xerophilen trifft man besonders in den Mediterranländern in Masse an den Stengeln der Umbelliferen, aber erst nachdem diese abgestorben sind, und ihre Rinde der Vermoderung anheim fällt. Stahl erklärt die Tatsache daraus, daß im Mediterrangebiet die lebenden Pflanzen in besonders hohem Maße gegen Schneckenfraß geschützt sind, daher dort die Aufzucht fremder Gewächse sehr erschwert ist, lediglich der Schnecken wegen (618). Er hat die Mittel untersucht, durch welche die Pflanzen sich gegen Schneckfraß verteidigen. Die kieselreiche Oberhaut der höheren Kryptogamen und Gräser gibt mechanischen Schutz, und die Schnecken meiden sie. Die spreuigen Schuppen von Farnkräutern, die ich im Darm-

kanal von Janelliden antraf, sind bei dem Farnreichtum Neuseelands nicht auffällig; aber sie sind vermutlich bloß, so gut wie bei der Sand *Helix desertorum*, neben der eigentlichen Nahrung mit aufgenommen und machen sich nachträglich nur wegen ihrer Unverdaulichkeit bemerkbar, ein madagassischer Urocyclus mochte umgekehrt den Magen voll Grassamen haben, um ihn auszunutzen. Schachtelhalme sind durch ihre Kieselpanzer vortrefflich geschützt, nach dessen Entfernung werden sie gierig gefressen. Ob Moos im Magen von *Vitrina* zufällig, nebenbei oder als wirkliches Nahrungsmittel verschluckt wurde, bleibt wohl noch unentschieden. Im allgemeinen sind Laubmoose z. T. durch Gerbstoffe, mehr durch den Kieselgehalt ihrer Zellwände geschützt, während Lebermoose in ihren Ölkörpern Abschreckungsmittel von widerlichem Geschmack besitzen. Nadelhölzer kommen für die Schnecken in keiner Weise in Betracht. Die Angiospermen aber haben vielfachen chemischen und mechanischen Schutz erworben. Gerbstoffe sind bei Land- und Wasserpflanzen verbreitet und meist an zarten Stellen, Vegetationspunkten u. dergl. gehäuft. Kaliumbioxalat oder Kleesalz bewirkt den sauren Geschmack von Sauerklee, Sauerampfer usw. Drüsenhaare mit saurem Excret schützen Papilionaceen und Onagraceen. Ätherische Öle sind wirksam, wenn sie im Innern der Blätter und Stengel, noch mehr, wenn sie in äußeren Drüsen entwickelt sind, die Haare von Geranium robertianum und Primula sinensis wirken so unangenehm auf die Schneckenhaut, daß die Ackerschnecken sich an Schleimfäden von ihnen herablassen. Bitterstoffe kennzeichnen viele Gewächse, Gentianeen u. a. Überall hat Stahl den Beweis der Wirksamkeit dadurch erbracht, daß die Pflanzen frisch verschmäht, nach Ausschaltung des Schutzmittels aber genommen werden. Mechanischen Schutz gewähren Borstenhaare, die den Zutritt zur Pflanze erschweren. Feilhaare verwunden beim Fressen. Kalkschuppen und Kalkhaare wirken ähnlich; Schleim tritt schützend auf bei Tilia, Althaea, jungen Kakteen u. a., so gut wie die schleimigen Überzüge von Nostocaceen und anderen niederen Algen verschont werden. Rhaphiden von Arum, Scilla maritima, Narcissus poeticus, Spargel verwunden als Pakete spitzer Nadeln die Mundschleimhaut, schon Einzelkrystalle wirken störend. Milchröhren mit unangenehmem Inhalt drängen sich dadurch um so mehr hervor, daß sie oberhalb des Epithels enden. Häufig vereinigt eine einzige Pflanze verschiedene mechanische und chemische Schutzmittel. Es gibt wohl nur wenige Gewächse, die gar nichts davon haben.

Es ist wohl kein Zufall, daß ähnliche chemische Substanzen auch bei den Flechten verbreitet sind, die des gleichen Schutzes bedürfen (619). Pilzgifte dagegen scheinen auf Schnecken in keiner Weise zu wirken, wie auch mit Strychnin vergiftete Lockung von Nacktschnecken ohne Schaden verzehrt sein soll. Wenn die Schnecken oft gewisse höhere Pflanzen bevorzugen, wie den Gärtnern bekannt ist, so geschieht es nicht in dem Sinne des Spezialistentums, sondern lediglich weil die betreffenden Gewächse chemisch

und mechanisch nicht geschützt sind. So werden nicht selten die zarten Blumenblätter, sowie Pollen gefressen. Kew erzählt, daß der süsse Köder, den die Schmetterlingssammler zum Erbeuten von Nachtfaltern an die Bäume streichen, häufig Nacktschnecken anzieht. Möglich, daß der Duft anlockt, so gut wie eine Orchidee, eine Verwandte der Cattleya, in einem Gewächshause stets nach dem Aufblühen, und nur dann, die Schnecken anzog. Zucker ist nach Stahl sehr beliebt, z. B. bei *Limax agrestis*, wie deren süße Früchte und Wurzeln bevorzugt werden. Jeder Sammler weiß, daß die Schnecken häufig Papier fressen. *Fruticicola* traf ich an den Blättern der insectivoren Pinguicola, wo sie gerade die mit dem Fleisch verdauenden Ferment besetzten Stellen neben den Blatträndern abweidete.

Wenn das Zonitidengebiß mit den pfriemenförmigen Marginalzähnen auf räuberische Lebensweise deutet, so gelingt es in der Tat, Hyalinen lediglich mit Fleisch zu ernähren oder zu Kannibalen zu erziehen, ohne daß jedoch solches Gelüste sich vererbte. *Agriolimax agrestis* kann man gelegentlich an einem Regenwurm, der durch Gift von Scolopendern betäubt ist, mit diesen gemeinsam fressen sehen.

Die Agnathen, die lebend beobachtet werden, fressen nur Regenwürmer, wie *Testacella, Daudebardia,* oder Schnecken, wie *Glandina, Natalina* und *Rathouisia*; dazu kommt der angeführte Fall, daß ich *Testacella Maugei* an einem Hutpilz schmausend antraf. Für die meisten liegen nur Angaben über den Mageninhalt vor. Da aber ist Vorsicht am Platze. So dürfte Beutler, der bei *Paryphanta* Pflanzenreste nebst einer kleinen Schneckenschale fand, mit Unrecht auf Polyphagie schließen; die Pflanzenteile sind vermutlich nur zufällig und unbeabsichtigt mit aufgenommen, sie machen sich nur besonders bemerklich, weil sie weit schwerer verdaut werden als die Weichteile der Schnecke (s. u.). Nach meinen Erfahrungen füllt nur *Atopos* den weiten Lebersack gelegentlich mit Pflanzenmoder, wobei es noch immer fraglich bleibt, ob darin Pilzmycel oder Würmer das Begehrenswerte gewesen waren.

Von den Wasserpulmonaten sind keine reinen Raubtiere bekannt. Gleichwohl verschmähen Limnäen weder Fischleichen, noch lebende Molche. Die submersen Kryptogamen und phanerogamen Gewächse sind zwar mit Ausnahme der kalkreichen Algen etwas weniger geschützt als die Landpflanzen, gleichwohl gehen die Basommatophoren die abgestorbenen Blätter eher an, als die frischen, und erst nachdem sie den Algenüberzug von den Blättern und von der Aquarienwand abgeweidet haben. Das bildet wohl den natürlichen Übergang zur Sandfresserei. Unsere Binnenlandauriculide, Carychium, ist typischer Moderfresser, und dessen Vertreter in den Höhlen beschränkt sich, wie es scheint, höchst charakteristisch auf die dichten Pilzrasen. Daß die Basommatophoren den gleichen Geschmack haben, wie die Landschnecken, dürfte aus dem Experiment hervorgehen, wonach *Limnaea* durch Zucker angelockt und zum Spiel der Radula

veranlaßt werden kann. Sehr bezeichnend ist dabei, daß Saccharin die Schnecke nicht täuscht, sondern die entgegengesetzten Bewegungen auslöst.

Hallers Angabe, wonach ein hoher Prozentsatz von *Siphonaria gigas* (2 auf 4) eine unverletzte Ophiure im Magen hatte, glaube ich nicht in seinem Sinne deuten zu dürfen, als wenn die Ophiure ganz verschlungen wäre und zur Nahrung diente, sondern als Parasitismus, worauf wir später zurückkommen.

Noch mag auf die früher (s. o. Schale) bereits gewürdigte Tatsache hingewiesen werden, daß die Schnecken ihren Kalkbedarf nicht nur aus Pflanzen, sondern durch unmittelbare Aufnahme von Kalksalzen decken, durch Benagen, sei es von Mineralien, sei es von Schneckenschalen.

Schließlich ist der Wasseraufnahme zu gedenken, die sich naturgemäß auf die Landformen beschränkt. Sie erfolgt wie die der Nahrung durch die Radula und ist bei ausgetrockneten Nacktschnecken so stark, daß zunächst der ganze Körper mit Wasser versorgt und die Nahrungsaufnahme unter Umständen sehr verzögert wird (Künkel).

h. Übersicht.

Eine besondere Spezialisierung zeigen zunächst die stylommatophoren Agnathen, wobei die Beschränkung auf lebende Lumbriciden und Gastropoden für die phylogenetische Biologie um so bedeutsamer erscheint, als die Agnathen aus den verschiedensten Familien durch Konvergenz hervorgegangen sind. Daß von denselben, außer der lebenden Beute, nur Pilze gefressen werden, weist auf eine uralte, allgemeine Beziehung.

Strenge Spezialisten, allerdings nicht auf eine Pflanzengattung, wohl aber auf bestimmte Pflanzengruppen beschränkt, finden sich entsprechend nur unter den Pilz- und Moderfressern. *Limax tenellus* scheint nur von Pilzen sich zu nähren, *Limax arborum*, die meisten Clausilien (alle?), viele Pupiden nur von Flechten und einzelligen Algen, von terrestrischen Thallophyten also.

Von hier aus erweitert sich der Kreis, doch so, daß gerade die extremsten Formen auf das Microtrophon sich beschränken und bei gesteigertem Körperumfang zur Deckung des Bedarfs die Mineralien, an und zwischen denen jenes haust, mit aufnehmen. Die Sandfresser, und zwar nur sie, leben so gut in der trockensten Wüste wie in der Litoralzone des Meeres, mit Übergängen im Süßwasser und auf dem Lande, so zwar, daß die Zwischenstufen, wie die Limnaeiden, Clausilien und Heliciden, auch nur gelegentlich Mineralien mit verschlucken.

Von hier aus entwickelt sich die Speisekarte reichhaltiger, so zwar, daß bei den Formen mit gleichmäßiger Radula immer mehr die pflanzliche, bei denen mit langen Raubzähnen daneben die animalische Seite zur Geltung kommt. Spezielle Anpassungen aber scheinen ausgeschlossen, die Nahrungsstoffe werden genommen, wo sie sich finden, die meisten höheren Formen sind unter Umständen omnivor.

Inwieweit dabei das besondere Bedürfnis sich geltend macht, so daß der Körper bald mehr Kohlehydrate, bald mehr Eiweißstoffe braucht und entsprechend aufsucht, das entzieht sich bisher unserer Kenntnis, abgesehen vom Kalkhunger bei kalkarmer Nahrung. Es ist zu vermuten, daß auch hier besondere Gelüste vom jeweiligen Zustand der körperlichen Konstitution ausgelöst werden.

Wo wir die Nahrungsweise nicht kennen, ist unser Urteil lediglich auf die Radula angewiesen. So ist zu vermuten, daß die Urocoptiden harte Flächen, Baumrinden oder Felsen, abweiden.

Das Auffinden der Nahrung erfolgt in erster Linie mit Hilfe des chemischen Sinnes, d. h. auf dem Lande des Geruchs, im Wasser mehr des von ihm noch weniger geschiedenen Geschmacks. Es kommt also wohl die ganze Haut, namentlich aber das Kopfende und hier in erster Linie die Fühler und der Fußrand in Betracht.

Die Deutung des Darms. Verdauung.

Die von Biedermann und Moritz festgestellte Tatsache, daß bei unseren gemeinen Landpulmonaten sowohl die chemische Behandlung der Nahrung, also die Lösung als auch die Resorption in erster Linie innerhalb der Leber sich vollzieht, erfordert mannigfache physiologische und morphologische Umdeutung. Es geht nicht mehr an, von Gallenrinnen zu reden und über die Begrenzung und Gliederung des Magens zu streiten. Ebenso kann die Behauptung, als ob den niederen Formen ein Kaumagen zukomme als altes Erbstück, nicht mehr aufrecht erhalten werden. Versuchen wir, ein allgemeines Bild zu geben!

Die Nahrung wird durchweg aufgenommen mit Hilfe der Radula. Deren verschiedene Bewegungen s. o. Wo sie aus Microtrophon und Sand besteht, tritt der Kiefer zurück. Wo zusammenhängende Pflanzenstücke aufgenommen werden, schneidet er sie ab, und dieses Abbeißen vollzieht sich bei den größeren Formen mit deutlich hörbarem Schnurpsen. Die Agnathen suchen die Beute ganz hinter zu würgen, indem sich die langen Radulazähne in sie einbohren und als Widerhaken wirken. Nur wo der Widerstand zu groß ist, werden Stücke abgerissen; so werden die Weichteile größerer Gehäuseschnecken stückweise aus der Schale geholt (522. 1055), während kleinere ebenso wie Regenwürmer meist ganz verschluckt werden. Die Überleitung in den Schlund wird bei Oncidiiden durch den hinter dem Ösophaguseingang liegenden Pseudokiefer besonders geregelt. Hier und da scheinen Saugbewegungen helfend einzugreifen, bei *Atopos* sowie bei manchen *Vaginula* und Raublungenschnecken, deren Vorderdarmerweiterung durch Muskeln rings ans Integument geheftet ist. Ihre Kontraktion würde das Lumen vergrößern und saugend wirken müssen.

Der Darm ist anfangs ein Rohr mit zwei symmetrisch gelagerten Lebern, einer rechten und einer linken. Durch Torsion oder Detorsion werden sie verlagert, die linke kann zur Unter- oder Hinterleber werden

oder bei manchen Basommatophoren schwinden. Die rechte kann sich in zwei teilen oder — bei *Atopos* — ebenfalls schwinden. Der Vorderdarm bis in die Lebergegend hat eine Epithelauskleidung, die einem weiten Lumen entspricht, sei es, daß Bissen durchtreten, sei es, daß sie sich zunächst anhäufen sollen. Sowohl der Anfangsteil für den Durchgang der Bissen, d. h. der Ösophagus, wie die Erweiterung (die bald Kropf, bald Vormagen, bald Magen heißt), ist unter dem durchschnittlichen Tonus der äußeren Darmmuscularis im leeren Zustande enger, als bei der Füllung. Daher legt sich die Epithelauskleidung in Längsfalten, die beim Durchtritt des Bissens und Füllung sich vollkommen ausgleichen und verschwinden. Solch ein auffallendes Spiel wird ermöglicht durch das reiche Gefäß- und Lacunengeflecht, das die Falten zwischen Darmepithel und Muscularis erfüllt. Ein ähnliches System von Längsleisten tritt im Enddarm auf, wo die geformten Faeces wieder, dem Bissen entsprechend, Erweiterungsfähigkeit verlangen. Der Darmabschnitt zwischen Leber und Rectum pflegt ohne Falten zu sein, so gut wie ihm Zotten fehlen.

Von den Falten des Vorderdarmsystems werden meist bestimmte Abschnitte konstanter und solider, so daß sie sich anscheinend nicht mehr ausglätten lassen. Am häufigsten, und nur bei den Agnathen zurücktretend, fallen zwei Längsfalten auf, die sich neben den Leberöffnungen am meisten erheben, so daß diese in vertiefte Rinnen zu liegen kommen. Ja die Falten können so hoch werden, daß sie die Rinnen und das Darmlumen hinter der Leber zum Verschluß bringen. Die Rinnen führen in die Leber, nicht bloß wie bisher angenommen, heraus, und dienen dazu, den Chymus hineinzuleiten und dann das Unverdaute in den Darm überzuführen, so zwar, daß die hintere Rinne durch Umschlag ihres freien Randes ein enges Rohr bildet. Dazu kommen noch andere, sehr hohe, aber weniger dicke und muskulöse Längsfalten, die namentlich bei den Oncidiiden den Darmabschnitt vor und an den Leberöffnungen, den sogen. Chylusmagen, durchziehen und ihn zum Blättermagen umformen. Diese Leisten haben wohl, ähnlich wie beim Blättermagen der Wiederkäuer, die Aufgabe, die Nahrung zu zerteilen und das Brauchbare von den Sandkörnern abzustreifen und zu trennen, worin sie vielleicht schon von den Schlundfalten unterstützt werden.

Ein zweiter Weg, der seine Vollendung bei den Cephalopoden erreicht, scheint anfangs eingeschlagen, aber nirgends durchgeführt zu sein, nämlich die Aufspeicherung des Lebersecrets in einem besonderen Darmdivertikel oder Spiralcoecum. Es findet sich bei manchen Basommatophoren, auf dem Lande bei manchen Janelliden und *Hyalimax*. Dieser Weg scheint wieder aufgegeben zu sein zugunsten des ersten, der die Nahrung in die Leber leitet.

Bei einem dritten Typus endlich, bei den Agnathen, wird das Lebersecret, ohne Aufspeicherung im Coecum, in den Vorderdarm ergossen, wo es unmittelbar die Lösung der Fleischnahrung übernimmt. Inwieweit bei

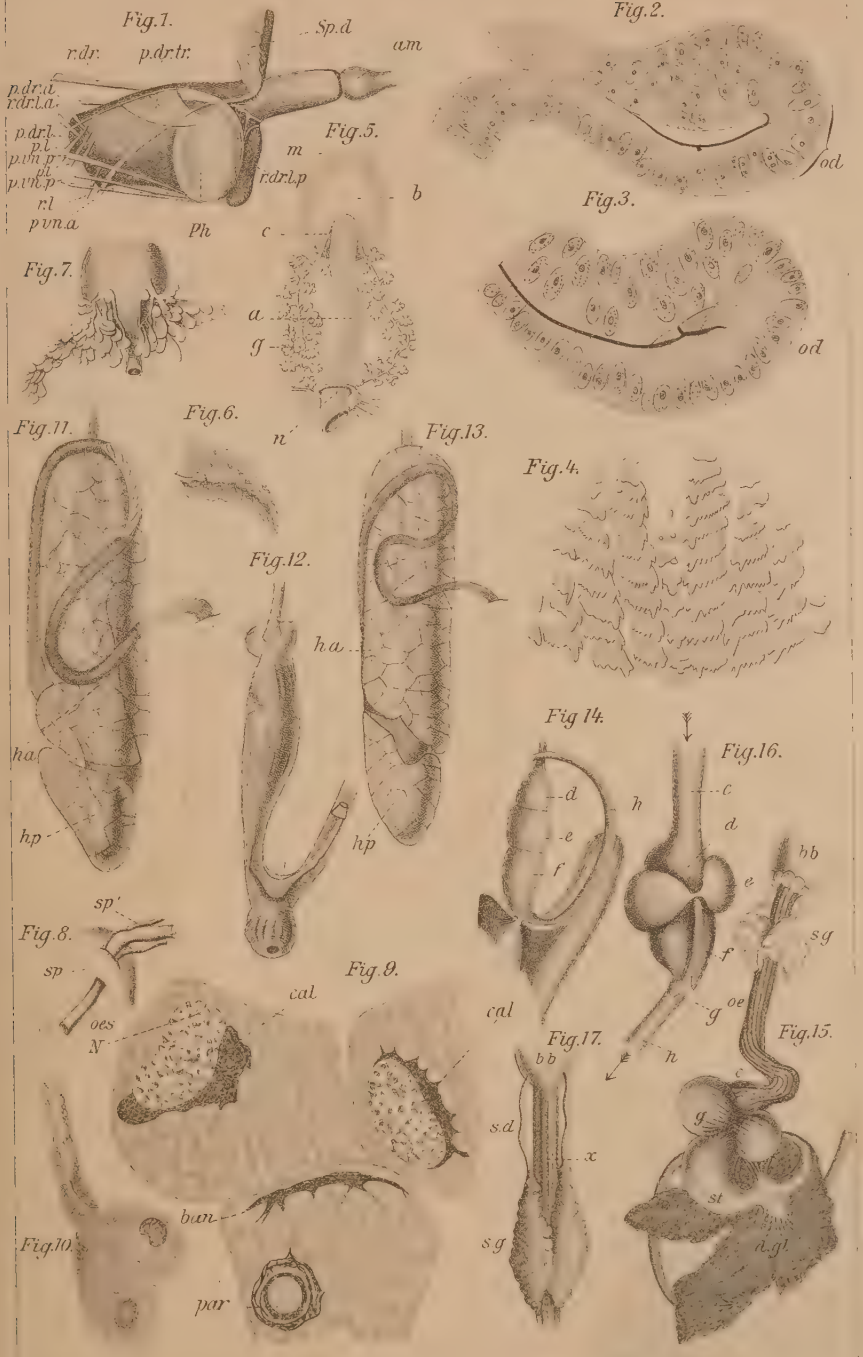
Erklärung von Tafel XVII.

Pulmonata: Verdauungswerkzeuge.

Fig.

1. *Oncidium fungiforme* Stantsch. Pharynx von links. *am* Ampullenförmige Erweiterung des Oesophagus. *Ph.* Pharynx. *p. dr.* Protractor dorsalis. *p. dr. l.* Protractor dorsalis lateralis. *p. dr. tr.* Protractor dorsalis transversus. *p. l.* Protractor lateralis. *p. vn. a.* Protractor ventralis anterior. *p. vn. p.* Protractor ventralis posterior. *r. dr.* Retractor dorsalis. *r. dr. l. a.* Retractor dorsalis lateralis anterior. *r. dr. l. p.* Retractor dorsalis lateralis posterior. *r. l.* Retractor lateralis. *Sp. d* Speicheldrüse.
2. Junge Radulascheide von *Succinea putris* mit Basalmembran und 5 etwas ventral verlagerten Odontoblasten.
3. Junge Radulascheide von *Planorbis corneus.* Der erste Zahn bildet einen kleinen Höcker, der zweite ist ausgebildet.
4. Junge Radula von *Helix nemoralis.*
5. Speicheldrüsen von *Oncidiella celtica. a* Oesophagus. *b* Pharynx. *c* Speichelgänge, *g* Speicheldrüsen. *m* Muskeln. *n* Schlundring.
6. Linke Speicheldrüse von *Vaginula Leydigi* von unten.
7. Schlundkopf mit Speicheldrüsen von *Vaginula Hedleyi.*
8. Speicheldrüsen der Glandinide *Salasiella. oes* Oesophagus. *sp* Speicheldrüse. *sp'* Speichelgänge.
9. Zellen aus der Speicheldrüse von *Helix pomatia. ba* Bandelette. *cal* Calotte. *N* Kern. *par* Parasom.
10. Zellen aus der Nebelspeicheldrüse (Nalepasche Drüse) von *Helix austriaca.*
11. Darmkanal und Leber von *Vaginula Leydigi. ha* und *hp* Lebergänge.
12. Erster Darmschenkel und Anfang des zweiten von *Vaginula Hedleyi.*
13. Darmkanal und Leber von *Vaginula Hennigi. ha* und *hp* Lebergänge, durch aufgenommene Nahrung erweitert.
14. Magen und ein Teil der Leber von *Planorbis corneus. d, e, f* die Magenabschnitte. *c* Kaumagen.
15. Verdauungskanal von *Limnaea stagnalis. a* After. *bb* Pharynx. *c* Kropf oder Vormagen. *d. gl* Leber. *g* Kaumagen. *s. g* Speicheldrüsen. *st* Magen.
16. Magen derselben Art, isoliert. *c* Oesophagus. *d* Vormagen. *e* Kaumagen. *f* Magen. *g* Lebergang. *h* Mitteldarm.
17. Speicheldrüse von *Helix hortensis. oe* Oesophagus. *s. g* Speichelgänge. *s. d* Speicheldrüsen.

Fig. 1 nach Stantschinsky. 2—4 nach Schnabel. 5 nach Joyeux-Laffuie. 6, 7, 11, 12, 13 nach Simroth. 8 nach Strebel. 9 nach Pacaut. 10 nach Nalepa. 14, 16 nach Gartenauer. 15, 17 nach Taylor.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst v. E.A Funke Leipzig.

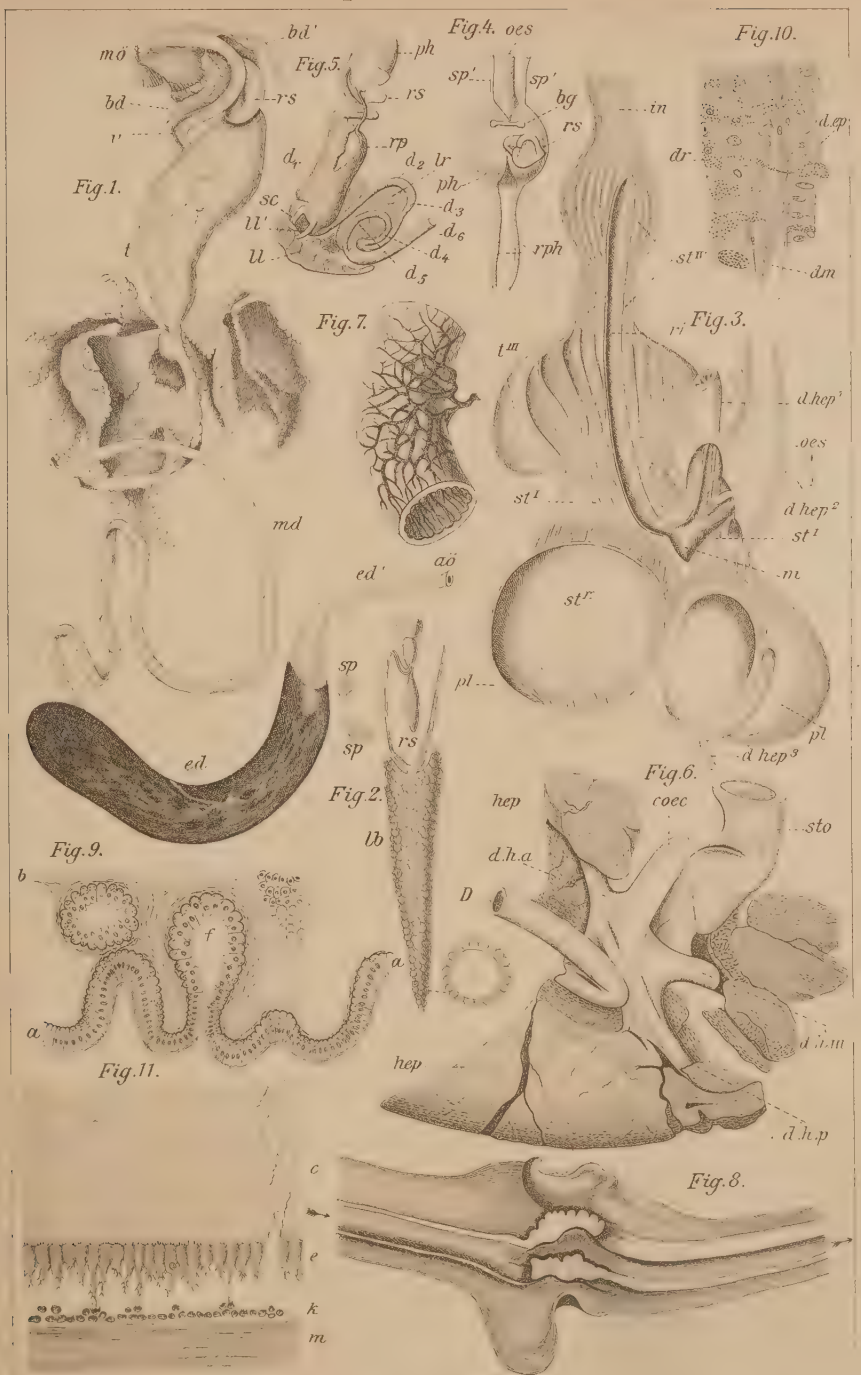
Erklärung von Tafel XVIII.

Pulmonata: Verdauungswerkzeuge.

Fig.

1. Verdauungskanal von *Siphonaria gigas*. *aö* After. *bd* und *bd'* Speicheldrüsen. *ed* und *ed'* Enddarm und Mitteldarm. *mö* Mund. *rs* Radulascheide. *t* Schlunderweiterung. *v* Schlund.
2. Verdauungskanal von *Atopos Strubelli*. *lb* Leber. *rs* Radulascheide. *sp*. Speicheldrüsen. Daneben Querschnitt der Leber.
3. Magen von *Oncidium verruculatum*. *d. hep*^{1}, *d. hep*^{2}, *d. hep*^{3} Lebergänge. *int* Mitteldarm. *m* Rinne. *pl* Sehnen- (Muskel-) Platte. *oes* Oesophagus. st_1—st_4 Magen.
4. Pharynx von *Hyalimax* von hinten. *b. g* Buccalganglien. *oes* Oesophagus. *ph* Pharynx. *r. ph* Pharynxretractor. *rs* Radulascheide. *sp'* Speichelgänge.
5. Darmkanal von *Hyalimax*. d_1—d_6 Darmschenkel. *ll* linke Leber. *ll'* linker Lebergang. *lr* rechte Leber. *ph* Pharynx. *rs* Radulascheide. *sc* Spiralcoecum. *sp* Speicheldrüsen.
6. Lebermündungen von *Triboniophorus brisbanensis*. *coec* Spiralcoecum. *b* Mitteldarm. *d. h. a.* vorderer, *d. h. m.* mittlerer, *d. h. p.* hinterer Lebergang. *h* Leber. *sto* Magen.
7. Darmstück von *Testacella haliotidea* mit dem Plexus von Blutgefäßen.
8. Magenblindsack von *Helix pomatia* mit den beiden Falten, welche vom Oesophagus in die Leber und von dieser in den Mitteldarm führen.
9. Aus einem Querschnitt durch den Enddarm von *Helix pomatia* mit den grubigen Rectaldrüsen. *a* Epithel. *b* Bindegewebe. *f* Drüse.
10. Schnitt durch die Wand des Enddarms von *Paralimax*. *d. ep* Darmepithel. *dm* Darmmuskeln. *dr* Drüsen.
11. Querschnitt durch das Schlunddach von *Helix pomatia* während der Regeneration des Epithels. *c* Cuticula. *e* abgestoßene Epithelzellen. *k* Kerne. *m* Muskulatur.

Fig. 1 nach Haller. 2, 4, 5 nach Simroth. 3 nach Plate. 6 nach Pfeiffer. 7 nach Lacaze-Duthiers. 8, 9 nach Gartenauer. 10 nach Täuber. 11 nach Nalepa.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XIX.

Pulmonata: Verdauungswerkzeuge.

Fig.

1. Darmkanal eines jungen *Limax maximus*.
2. Lebern von *Limax tenellus*. *llb* linke, *rlb* rechte Leber.
3. Darmkanal von *Limax flavus*. *bd* Blinddarm. d_1—d_6 Darmschenkel.
4. Darmkanal von *Agriolimax agrestis*. *bd* Blinddarm. d_1—d_4 Darmschenkel.
5. Leber derselben Schnecke. *llb* linke, *rlb* rechte Leber.
6. Darmkanal von *Amalia*. d_1—d_4 Darmschenkel. Zwischen d_1 und d_2 vordere Aorta.
7. Oesophagus von *Paralimax Brandti*, geöffnet.
8. Querschnitt durch den Oesophagus von *Daudebardia* mit den Längsleisten.
9. *Trigonochlamys minor*. Verdauungskanal. *c. cer.* Cerebralcommissur. d_1—d_4 Darmschenkel. *lb* Lebern. *ptr* Pharynxprotractoren. *rs* Radulascheide. *sa* Speicheldrüsen.
10. Magen derselben, geöffnet.
11. *Phrixolestes adsharicus*. Darmkanal. d_1—d_4 Darmschenkel. *g. cer.* Cerebralganglion. *lb* Lebern. *m* und *m'* vordere und hintere Magenmuskeln. *ph* Pharynx. *ret. ph.* Pharynxretractor. *s i* Speicheldrüsen.
12. *Helix hortensis*. Bindegewebszellen von einem Lebergange mit Fetttröpfchen. (Osmiumsäure).
13. *Helix hortensis*. Schnitt durch ein Leberläppchen im Hungerzustande. *k* Kalkzellen ohne Kalkkörner. *l* Leberzellen. *s* Junge Secretzellen mit gelbbraunen Tröpfchen. (Osmiumsäure.)
14. *Helix hortensis*. Schnitt durch ein Leberläppchen. *l* Leberzelle. *s* Secretzellen mit Vacuolen, die in farbloser Flüssigkeit dunkelbraune Klumpen enthalten.
15. *Helix hortensis*. Kalkzelle. Die hellen Lücken entsprechen den gelösten und verschwundenen Kalkkörnern; darum Fetttröpfchen. (Osmiumsäure).
16. *Helix pomatia*. Leberzellen nach Fütterung von Mehl und Eiweiß, das durch Carmin gefärbt war. Die Zellen haben Eiweiß aufgenommen.
17. *Helix pomatia*. Excremente eines frisch gefangenen Exemplares, das Pflanzen gefressen hatte.

Fig. 1—7, 9—11 nach Simroth. 8 nach Plate. 12—17 nach Biedermann.

C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

diesem Typus die Resorption noch in der Leber statt hat oder im Darm selbst, ferner ob und wie das Magenepithel secretorisch mitwirkt, scheint noch eine offene Frage.

Die Speicheldrüsen liefern Schleim zum Einweichen des Bissens, zugleich ein diastatisches Ferment zur Stärkeverdauung. Bei den Agnathen aber scheint sich eine andere Funktion anzubahnen. Die schärfer umrissene Form der Drüsen und die stärkere Ausstattung der Ausführwege mit Muskelbelag deutet wohl ein energischeres Ausspritzen an, wobei zu untersuchen bleibt, inwieweit eine Veränderung des Secrets stattgefunden hat, um, etwa durch Säuregehalt, die Beute zu betäuben.

Der Darm der Basommatophoren, welche naturgemäß mit der Nahrung zugleich Wasser aufnehmen, zeigt nur ein gleichmäßiges Wimperepithel. Anders die Landformen. Hier tritt die Flimmerung etwas zurück, dafür aber sind überall becherförmige Schleimdrüsen eingeschaltet, um den Weg schlüpfriger zu machen, weniger allerdings vor, als hinter der Lebermündung. Eine besondere Anhäufung solcher Drüsen findet sich oft, um die Kotentleerung zu erleichtern, als Rectaldrüse am Enddarm in verschiedener Entfernung vom After.

Der Ort der Resorption ist nicht durchgehends festgestellt. Denn wenn auch die Leber nachweislich bei vielen, namentlich Herbivoren, in erster Linie diese Funktion übernimmt, so haben doch Gartenauer, R. Monti, Yung u. a. in vielen Epithelzellen mindestens Fett nachgewiesen, das wohl nur aus der Nahrung stammen kann. Bei *Limax* enthalten die Epithelien auch Glykogen. Es bleibt zu prüfen, ob diese Stoffe erst im Säftekreislauf hierhergewandert oder, was wohl wahrscheinlicher, ob sie hier resorbiert sind. Ebenso deutet sowohl die Auflösung der Beute im Magen der Agnathen, wie dessen beinahe zottige Struktur, auf lebhafte Resorption in diesem Darmteil. Dagegen erscheint der Mittel- oder Dünndarm hinter der Leber mindestens nicht besonders befähigt zur Resorption, schon seiner vorwiegend glatten Wände halber. Seine verschiedene Länge zeigt zwar Beziehungen zur Nahrungsweise, jedoch nicht durchgreifend. Er ist am kürzesten bei den meisten Agnathen, also Raubschnecken; doch lassen die Glandiniden, *Paryphanta* u. a. keinen Unterschied von Heliciden und anderen Phytophagen erkennen. Den längsten Darm haben die Oncidiiden als spezifische Sandfresser. Die Länge scheint hier lediglich durch die Menge unverdaulichen Ballastes bedingt; und dasselbe Prinzip gilt für die Herbivoren gegenüber den räuberischen Agnathen.

Die Verstärkung des Muskelbelags und die damit verbundene Gliederung des Magens hat mit der Zerkleinerung der Nahrung nichts zu tun, ein Kaumagen existiert nicht. Die Erweiterung des Darms um die Lebermündungen, also der Stiefel oder das Pylorusdivertikel, mag es mit der Vorderdarmerweiterung kontinuierlich zusammenhängen oder durch eine Einschnürung davon getrennt sein, beschränkt sich auf die Herbivoren

oder Omnivoren und auf die Sandfresser, bei denen die Resorption im wesentlichen in der Leber statt hat. Dementsprechend findet sich hier der dicke Muskelbelag, um die Nahrung in die Leber zu pressen. Wo eine Vorder- und eine Hinterleber vorhanden ist, da bildet sich der Muskelring, der aus zwei Hälften bestehen kann, zwischen beiden Lebermündungen aus, deren unmittelbare Umgebung selbst indes weich bleibt. Wo die Hinterleber fehlt, da greift der Muskelbelag bis auf den Fundus des Muskel- oder Kaumagens über. Am schärfsten ist die Differenzierung bei den reinen Sandfressern. Die Gallenrinnen verengern durch ihre Falten das Lumen so, daß nur die Nahrung, aber nicht der Sand in die Lebern eintritt. Ähnlich ist es bei den Herbivoren, wo die gröberen Pflanzenteile ebenfalls im Magen zurückbleiben. Gegen den Druck solcher Hartgebilde ist er durch seine starke Cuticula geschützt, die das Maximum bei den Sandfressern erreicht.

Nach dieser Auffassung richten sich die einzelligen Drüsen in der Darmwand und die lokale Differenzierung der Muskulatur lediglich nach der aufgenommenen Nahrung in mechanischer Hinsicht, die Schleimzellen schaffen nach Bedarf Feuchtigkeit, die Muskeln sorgen für die Beförderung der Nahrung in die Leber, bei den niedersten Formen in toto, bei der Belastung mit Mineralien und harten Pflanzenteilen so, daß nur oder vorwiegend die feinen, wertvollen Partikel in die Lebergänge eintreten. Wenn der Sitz der Resorption bei den Carnivoren auch noch fraglich ist, so scheint doch so viel sicher, daß ein Magen mit eigener Verdauung durch Magensaft nirgends vorkommt. Daß bei den Raubschnecken die naheliegende saure Reaktion in der Vorderdarmerweiterung ausgeschlossen ist, wird wohl durch die unverletzten Kalkgehäuse bezeugt, die sich gelegentlich finden. Die Kalklösung und -aufnahme muß zum mindesten sehr langsam erfolgen.

Auf die Rolle des Glykogens im Stoffwechsel kommen wir erst später.

Ist somit das Verständnis einigermaßen geklärt, so bleiben doch einzelne Vorkommnisse noch durchaus problematisch, zunächst

das Divertikel am Vorderdarm von *Amphibola* weit vor den Lebern, und der Blindsack an der gleichen Stelle von *Parmacellilla*. Ich habe beide mit dem Coecum zusammengestellt, das bei niederen Mollusken den Krystallstiel bildet, obgleich ein solcher sich nicht darin findet. Die Komplikation der betreffenden Vorderdarmstelle bei *Amphibola* weist so wie so auf Einrichtungen hin, die vermutlich mit irgendwelcher Beschaffenheit der noch unbekannten Nahrung zusammenhängen.

Ebenso unsicher bleibt die Bedeutung der Enddarmanhänge, die ebenfalls an zwei ganz verschiedenen, weit voneinander entlegenen Stellen im System auftreten; es sind

der Blinddarm mancher Limaciden, und

die schlauchförmige Rectaldrüse mancher Oncidiiden.

Bei der letzteren liegt wohl eine morphologische Vergleichung mit dem

Tintenbeutel der Cephalopoden nahe, wiewohl damit für das Verständnis nichts weiter gewonnen ist. Sollte sich die hypothetische Deutung, die ich dem *Limax*-Blinddarm gegeben habe, als Rest des ursprünglichen, nach dem Körperende ziehenden Darms, durch die Embryologie stützen lassen, so würde sich möglicherweise die gleiche Auffassung für die Rectaldrüse der Oncidiiden ergeben. Dann aber würde für diese nur noch das ampullenartige Darmende im Integument als Rectum zu gelten haben, was wieder eine Verschiebung gegenüber den Vaginuliden bedingen würde; denn dann wäre der Darm bei den Vorläufern der Oncidiiden vermutlich gar nicht erst so weit in das Integument eingetreten, wie es ein Vaginulidenstadium als Zwischenstufe verlangt.

Nachträge.

Über den Bau des Pharynx und seine Muskulatur.

Soeben ist eine Arbeit*) erschienen über die Muskulatur des Schlundkopfes, welche Berücksichtigung erheischt und zugleich einige Nachträge aus der zerstreuten Literatur gestattet.

Merton behandelt den Bau der Muskelfasern im Pharynx von *Planorbis*, weniger von *Helix*. Lebert hatte früher schon für *Limax* Querstreifung angegeben.**) Andere Angaben, welche auf doppelte Schrägstreifung hinauslaufen (Schwalbe, Fol), zieht Merton in Zweifel, da er nirgends spiral-fibrilläre Struktur fand. Oft scheint Querstreifung vorgetäuscht worden zu sein, entweder durch die Anordnung der Plasmakörner im axialen Markraume oder durch das fibrilläre, interfasciculäre Bindegewebe, welches die des Sarcolemms entbehrenden Muskelfasern umspinnt. Wo wirkliche Querstreifung im Pulmonatenmuskel vorhanden, tritt sie nur vorübergehend auf als Produkt der Tätigkeit und verschwindet wieder nach einiger Zeit der Ruhe, so daß ein prinzipieller Unterschied gegenüber der glatten, wie ihn Vigier und Vlès beim Herzen (s. u.) annehmen, in Wirklichkeit nicht existiert. So erklärt sich Loisels***) Befund, wenn er im Schlundkopf von *Helix aspersa* bei manchen Individuen nur glatte, bei anderen teils glatte, teils quergestreifte fand. Bei *Planorbis* fand Merton, daß sich die Querstreifung an den Muskelfasern der Bucca nur erhält bei Anwendung bestimmter Reagenzien, z. B. Sublimatalkohol. Oft wechseln dann hellere und dunklere Scheiben gleichmäßig ab (Textfig. 121 *A*), bald ist abwechselnd ein breites und ein dunkles Band der hellen Substanz eingefügt (*B*), bald fallen auf jedes schmale zwei breite (*C*).

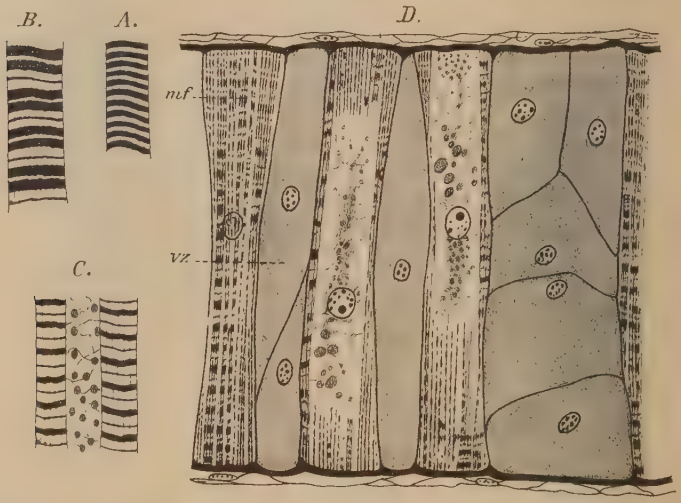
*) H. Merton. Quergestreifte Muskulatur und vesiculäres Gewebe bei den Gastropoden. Zool. Anz. 27. 1911.

**) H. Lebert. Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gastropoden. Arch. f. Anat. et Physiol. 1846.

***) G. Loisel. Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. de l'Anat. et Physiol. Paris. XXIX. 1893.

So in den Pharynxmuskeln. Anders im Stützbalken der Radula, an den jene sich ansetzen. Dieses Gerüst besteht teils aus kurzen Muskelfasern von besonderer Dicke, wie sie schon Semper sah, teils aus vesiculärem Gewebe, beide von einer perichondralen Schicht umschlossen. Die Muskelfasern, welche die Wand vom inneren zum äußeren Perichondrium durchsetzen (Textfig. 121 *D*), sind vorn überwiegend, nachher treten sie bei *Planorbis* stärker, als bei *Helix*, gegen das vesiculäre Gewebe zurück. Dieses hat zwar große Zellen mit dünnen Wänden, kann aber nicht dem chordoiden Gewebe Schaffers*) zugerechnet werden, da die scheinbaren

Fig. 121.



A—*C* Stücke quergestreifter Muskelfasern von *Planorbis*. *A* und *B* aus der Pharynxmuskulatur. *C* aus der Radulastütze. *D* Partie aus der Radulastütze von *Planorbis* im Längsschnitt. *mf* Muskelfaser. *vz* vesiculöse Zelle. Nach Merton.

Zellmembranen nur einfache Scheidewände sind, es ist chondroid, während es bei vielen Prosobranchien durch Verdickung der intercellularen Septen zu echtem Knorpel wird. Dieses vesiculäre Gewebe findet sich bei Pulmonaten, Prosobranchien und Tectibranchien, fehlt aber den Nudibranchien (wenigstens *Aeolis*) so gut als Paryphanta nach Beutler (s. o). Bei *Helix* fanden sich Stellen im Stützbalken, wo das Chondroidgewebe in Entwicklung begriffen war, nämlich gehäufte Zellen, die fast nur aus Kernen bestehen und in amitotischer Teilung begriffen sind. Man darf diese Anfangsstadien von vesiculären Zellen angesichts der von M. Krahelska von der Weiterbildung der Niere gemeldeten Tatsachen (s. u.) wohl für eingewanderte Blutzellen halten. Die Vollendung der Zellen im

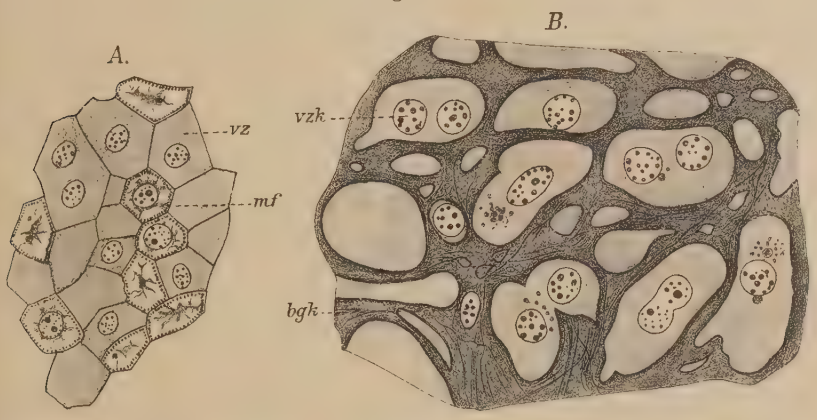
*) J. Schaffer. Über den feineren Bau des sogenannten Zungenknorpels der Gastropoden. Verhdlgen. der k. k. zool.-bot. Ges. Wien. LVI. 1906.

Zungengerüst erfolgt dann durch Aufnahme von Flüssigkeit, Ausbildung der Septa usw.

Die Muskelfasern zeichnen sich aus durch einen großen Markraum und eine schmale Rinde (Textfig. 122 *A*). Der axiale Körper hat einen Kern mit Karyosom und ein reticuläres Plasmanetz mit eingelagerten homogenen Kugeln. Die Rinde hat einen großen Reichtum an quergestreiften Fibrillen. Die Muskeln wirken wohl als Antagonisten gegen den Turgor des vesiculären Zwischengewebes, woraus die nötige Festigkeit des Stützbalkens resultiert.

Hier ist es am Platze, auf die blutrote Färbung hinzuweisen, mit welcher der Pharynx albiner, blaßgelblicher Individuen von *Limnaea* und *Planorbis* durch die Haut scheint. Bei *Planorbis* könnte man sie auf die gleiche Farbe des Blutes schieben, bei *Limnaea* kann sichs wohl nur um die Erwerbung von Hämoglobin in der tätigsten Muskulatur des ganzen

Fig. 122.



Planorbis corneus. *A* Partie aus einem Querschnitt durch die Radulastütze. *B* Stützgewebe aus dem hinteren Teile des Stranges, der die Radula ausfüllt. *bgk* Bindegewebskern. *mf* Muskelfaser. *vz* vesiculöse Zelle. *vzk* deren Kern. Nach Merton.

Organismus handeln, denn eine wache, in Locomotion befindliche Schlammschnecke läßt unausgesetzt ihre Radula spielen, so weit sichs nicht um irgendwelche Störung, Ausweichen vor einem Strudel oder dergl. handelt.

Merton hat weiter das vesiculäre Gewebe untersucht, das den Strang zusammensetzt, der die Radulascheide von obenher ausfüllt und meist nach Querschnittbildern als Pfropf bezeichnet wird (s. o.). Vorn hat jede Zelle ihre eigene Membran nach chordoidem Typus (wie in der Chorda dorsalis der Wirbeltiere). Je weiter nach hinten, um so mehr tritt eine feinkörnige Intercellularsubstanz auf, welche zuletzt überwiegt und das Bindegewebe sozusagen einschmilzt. Es entsteht Knorpel wie bei Vertebraten. Vorn haben die vesiculären Zellen einen oder zwei Kerne und sonst homogenen Inhalt, hinten werden sie von einer feinkernigen Masse

erfüllt, so daß ihre Zellgrenzen gegen die Zwischensubstanz fast verschwinden. Über dem Kern liegen Körnchen, die als Chromidien ihm zu entstammen scheinen.

Radula.

Innerhalb des so gleichmäßigen Testacellidengebisses scheinen Übergänge und Weiterbildungen vorzukommen. Bei einer afrikanischen *Ennea* beschreibt Thiele*) messerklingenartige Verbreiterungen an den äußeren Zähnen. Der südarabische *Zonites sabaeus* zeigt einen bemerkenswerten Übergang zu den Raublungenschnecken,**) denn die Radula hat jederseits nur noch 2 oder 3 dreispitzige Lateral- und etwa 17 einspitzige Marginalzähne. Durch Übergreifen der Marginalzähne bis zur Mitte würde das Testacellidengebiß erreicht sein.

Leber.

Die kleineren *Planorbis*-Arten haben nach Buchner nur eine einzige Leber. Sie verästelt sich bei *Pl. rotundatus* stark, so daß sie einseitig gefiedert erscheint. Man wird am meisten an die Mitteldarmdrüse von *Atopos* erinnert.

Bemerkungen über Aufspeicherung und Elimination giftiger Pflanzenalkaloide durch die Leber siehe am Schluß des nächsten Kapitels.

V. Die Excretionsorgane.

Bei den Pulmonaten ist der Complex der Pallial- oder Mantelorgane weniger geschlossen als bei den anderen Mollusken deshalb, weil die Geschlechtswerkzeuge damit in keiner Weise zusammenhängen, weder die Gonade mit dem Pericard, noch die Geschlechtswege mit der Niere, sie sind also ganz unabhängig zu behandeln. Die übrigen haben Verbindungen untereinander, die Niere einerseits mit dem Herzbeutel durch den Renopericardialgang, andererseits häufig mit dem Enddarm, das Herz mit den Atemwerkzeugen. Dazu kommen die problematischen Beziehungen zwischen Harnleiter und Lunge, die bald den Ureter als einen neugebildeten Lungenabschnitt, bald die Lunge als erweiterten Ureter auffassen ließen. Alle zusammen, Genital-, Excretions-, Kreislauf- und Atemorgane haben höchstens das Gemeinsame, daß sie durchweg nur einseitig vorhanden sind, zum Unterschiede von den Vorderkiemern, man müßte denn den abnormen Fall einer doppelten, symmetrischen Penisanlage anführen, die nur bei Lungenschnecken, nie bei Prosobranchien zur Beobachtung kam. Auf jeden Fall ist die morphologische Unabhängigkeit der einzelnen Organe bei den Pulmonaten größer.

*) J. Thiele, Mollusken der Deutschen Zentralafrika-Expedition. Wissenschaftl. Erg. d. D. Zentralafrika-Exped. III. Zool. 1910.

**) J. Thiele, Eine arabische *Ennea* und Bemerkungen über andere Arten. Sitzungsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1910.

Das wesentliche Excretionsorgan ist das Nephridium, im einfachsten Falle ein Sack mit zwei häufig entgegengesetzten Öffnungen, von denen die eine in den Herzbeutel, die andere nach außen führt. Bei den meisten Pulmonaten schließt sich indes an die letztere ein Ureter an, der sowohl durch seinen Verlauf und seine bisweilen vorkommenden Aussackungen wie durch seine Mündung, bald in die Lunge, bald in den Enddarm, einen reichen Wechsel verrät, lauter Beziehungen, die zu systematischer Einteilung und Spekulation Anlaß gaben. Ein Teil davon ist hier, ein anderer im nächsten Kapitel bei den Atemwerkzeugen zu beachten.

a. Pericard und Pericardialdrüse.

Streng genommen, hat das Excretionsorgan nicht mit der Niere, sondern bereits mit dem Herzbeutel zu beginnen; denn der ausführende Strom setzt im Pericard ein. Wenn es sich dabei im allgemeinen nur um flüssige Excrete, in erster Linie um ausgeschiedenes Wasser handelt, so ist doch zu beachten, daß neuerdings Rolle bei Limnaeen ein gesondertes excretorisches Epithel nachwies unter der Form einer Pericardialdrüse. Während in der Regel das Pericard und das darin befindliche Herz glatte, von einem niedrigen Plattenepithel überzogene Wände haben, hat die Vorkammer eine fast zottige Oberfläche. Die einzelnen Zotten sind an der Spitze erweitert und von Lacunen durchzogen, mit Muskelfasern im Innern. Das Epithel, in der Tiefe fast kubisch, flacht sich über den erweiterten Enden stark ab (XXI. 12, 13). Der Bau erinnert an den der Pericardialdrüsen, wie sie Grobben von *Haliotis* beschrieb. Es leuchtet ein, daß nicht eine Art Drüsenstoff abgeschieden, wohl aber Flüssigkeiten, vielleicht schwache Salzlösungen hindurch filtriert werden können, in höherem Maße als durch das allgemeine Pericardepithel.

b. Die Niere oder das Nephridium.

Hallers Angabe, wonach *Siphonaria* paarige Nieren besitzen sollte, von denen die rechte in Rückbildung wäre, ist durch Köhler widerlegt, ebenso seine Behauptung von paarigen Nieren bei *Oncidiella*, die erst am Ende zu gemeinsamem Ausführgange miteinander verschmelzen sollten, durch Plate und v. Wissel. Damit ist die Frage, ob bei Pulmonaten noch paarige Nieren vorkommen, definitiv verneint.

Daß man die Niere anfangs falsch deutete als kalkabscheidendes Organ, wie es Swammerdam tat, als „sac de viscosité“ nach Cuviers Bezeichnung u. dergl., bis Merkel ihre wahre Natur definitiv feststellte, kommt für die moderne Schilderung nicht mehr in Betracht und verdient nur insofern die besondere Aufmerksamkeit des Historikers, als die Lungenschnecken zunächst das Substrat lieferten für Zergliederung und Spekulation; wohl aber sind einige andere Unklarheiten in der Nomenklatur richtig zu stellen. Wenn ein einfacher, gestreckter Nierensack sich gegen die äußere Öffnung, den Nierenporus zuspitzt, so be-

zeichnet Behme u. a. den verjüngten Teil als primären Harnleiter. Wenn dagegen, wie bei der Weinbergschnecke, der eigentliche Nierensack oder die Urinkammer sich durch einen engen Porus in einen Harnleiter öffnet, der in zwei Schenkel zerfällt, einen weiteren, der sich auf die Niere zurückschlägt und nach hinten zieht, und einen engeren, der neben dem Enddarm zum äußeren Nierenporus verläuft, dann nannten manche Autoren den rückläufigen Schenkel „Nebenniere" und den Darmharnleiter (nach Sempers Ausdruck) den sekundären Ureter. Der Struktur nach ist aber keine Nebenniere da (s. u.), und der rückläufige Schenkel wird jetzt allgemein als primärer Ureter angesehen. Dann sollte jedoch auch der verjüngte Teil einer gestreckten Niere, sofern nicht eine innere Scheidung vorhanden, nicht primärer Ureter heißen, sondern einfach zur Niere selbst gerechnet werden. Entsprechend erheben sich Schwierigkeiten wegen der Bezeichnung der verschiedenen Öffnungen. Der Ausdruck Nephrostom bedeutet die Kommunikation zwischen Pericard und Niere, wobei man freilich nicht weiß, welches Ende des Renopericardialganges gemeint sein soll, am richtigsten wohl das pericardiale. Doch genügt es, den Namen, dem nur eine vorgefaßte Meinung über den phyletischen Zusammenhang zwischen Mollusken und Anneliden zugrunde liegt, fallen zu lassen und einfach vom Renopericadialgange (Nierenspritze, Nierentrichter) zu reden. Anders ist es mit der zweiten Öffnung der Niere, durch die der Harn abfließt. Wo ein Harnleiter fehlt, führt diese Öffnung nach außen (eventuell in die Lunge); wo er aber vorhanden ist, und zwar namentlich mit der Scheidung in primären und sekundären Ureter, da wird jene Öffnung ins Innere verlegt, und es kommt noch die äußere Öffnung des Ureters hinzu. Das einfachste ist wohl, hier von äußerem und innerem Nierenporus zu reden.

Im großen und ganzen kommt auf diese scharfe Unterscheidung nicht viel an, denn wenn sie auch für die große Masse der Pulmonaten von Wichtigkeit ist und historisch sich die schärfsten Diskussionen daran knüpfen, so gibt es doch eine Reihe von Formen mit anderen Typen, mit komplizierten engen Harnleitern nämlich, wo das excretorische Epithel unter Umständen sich weit in den engen Ausführgang hinein erstreckt und eine scharfe morphologische Trennung vereitelt. Dabei bleibt es auffällig, daß sowohl die kompliziertesten, wie die einfachsten Verhältnisse gerade innerhalb der primitivsten Gruppen zusammentreffen, so daß eine einfach systematische Besprechung unmöglich ist; denn es ist vorläufig noch in keiner Weise zu entscheiden, ob diese Dinge mit prinzipiellen phyletischen Differenzen zusammenhängen, oder ob ein rein ontogenetisches Moment in Frage kommt, die Erhaltung der embryonalen, gewundenen Urniere nämlich und ihre Verbindung mit dem definitiven Nephridium. Wir kommen auf die Frage zurück. Überflüssig zum mindesten ist die Bezeichnung eines erweiterten rückläufigen, primären Ureters als Harnblase, wie sie verschiedentlich vorkommt.

1. Der allgemeine Bau.

Die Verbindung des Nephridiums mit dem Herzen bedingt die unmittelbare Nachbarschaft beider Organe, die Beziehungen zur Lunge wechseln ungemein.

α) Beziehungen zwischen Pericard und Nephridium.

Im allgemeinen schließt sich die Niere auf der rechten Seite an den Herzbeutel an; eine Verschiebung in dieser Hinsicht besteht bei den Testacellen, im Anschluß an die gewaltige Ausdehnung des Vorderkörpers und die Verdrängung der Pallialorgane an das Körperende, die eine Verdrängung der Lunge und der Nachbarorgane zur Folge hat (s. u.).

Handelt sichs hier nur um eine leicht verständliche Verlagerung, so stehen die Arioniden viel schroffer abseits, denn bei ihnen bildet die Niere einen geschlossenen Ring, der das Pericard umschließt. Meine Annahme, daß der Ring bei *Arion* hinten eine Scheidewand enthalte und nur ein geschlossenes Hufeisen bedeute, widerlegte Plate, indem er völlige Kontinuität nachwies. Ebenso fand ichs bei nordamerikanischen Vertretern, *Hesperarion* u. a., auch bei *Anadenus*; Pilsbry und Vanatta für alle Amerikaner schließen sich an. Ebenso ist es bei *Oopelta*. Bei den verwandten Philomyciden glaube ich die Lösung gefunden zu haben. Während die großen *Philomyces*-Arten dasselbe Verhalten zeigen wie die Arioniden, hält sich die Niere bei den kleinsten fast nur rechts vom Pericard und läßt die linke Seite frei; bei den Mittelformen reichen Vorder- und Hinterende nach links hinüber bis zur gegenseitigen Berührung. Die allmähliche Umwandlung läßt sich genau verfolgen, so daß auch dieser Ausnahmefall seine Aufklärung findet, zumal der anatomisch erschlossene Weg für *Arion* auch seine entwicklungsgeschichtliche Bestätigung gefunden hat durch P. Heyder.*)

Da der für die Pulmonaten zuerst von Nüsslin aufgefundene Renopericardialgang bei genauerer Untersuchung überall sich nachweisen ließ, liegt kein Grund vor, seine Existenz bei nicht geprüften Formen in Zweifel zu ziehen. Wesentliche Unterschiede in der Lage der Nierenspritze, wie Bergh den Gang nannte, scheinen nicht zu bestehen, er ist im allgemeinen dem Vorhof benachbart.

β) Systematische Schilderung.

Wenn auch die Nierenverhältnisse keineswegs durchweg dem üblichen System parallel sich entwickeln, so sind doch wohl die Grundlagen für eine Neuordnung noch nicht hinreichend, daher ich der gewohnten systematischen Anordnung folge. Von der histologischen Struktur verzeichne ich die allgemeinen Angaben gleich mit, um später auf die genaue jüngste Arbeit einzugehen (s. u.).

---

*) P. Heyder, Die Entwicklung der Lungenhöhle bei *Arion*. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCIII. 1909.

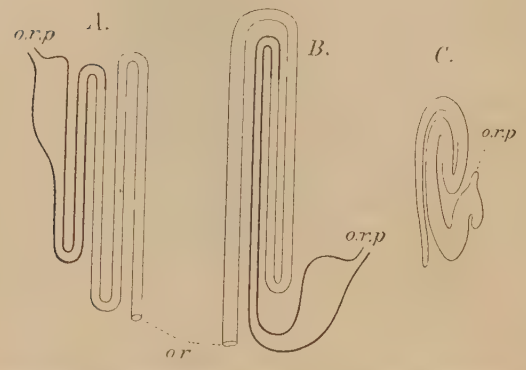
Basommatophoren.

Sie zerfallen in zwei scharf getrennte Gruppen, die eine ohne jeden Harnleiter, die andere mit einem besonders komplizierten.

a) Basommatophoren mit kompliziertem Harnleiter.

Die Gruppe setzt sich zusammen aus den beiden Ancyliden und *Gundlachia*. Für *Ancylus lacustris* stellte Sharp zuerst die Verhältnisse fest, André gab eine genaue Vergleichung von *A. fluviatilis* und *A. (Velletia) lacustris*, Pelseneer fügte *Gundlachia* hinzu. Auf die weitere Niere folgt ein langer, enger, in vier Schenkeln gewundener Schlauch in verschiedener Anordnung bei den beiden Ancyliden (s. Textfig. 123 A und B). Er stellt indes nur in seinem distalen Abschnitt den Ureter dar, der proximale Abschnitt gehört seiner Struktur nach noch zur Niere selbst. Deren weiter Teil ist von einer Bindegewebshülle umgeben und mit dem excretorischen Epithel, das in Falten rings vorspringt, ausgekleidet. Die Epithelzellen haben große Vacuolen mit derben gelben Concrementen, die durch Ruptur der Vacuole, durch Defaecation also, entleert werden. Dasselbe Epithel kleidet den engen Gang aus, soweit er zur Niere gehört; auch die Faltenbildung tritt zurück. Der eigentliche Ureterabschnitt trägt ein gleichmäßiges Flimmerepithel. Doch ist zu bemerken, daß André auch das secretorische Epithel der Niere mit Wimpern darstellt, vermutlich dieselbe Verwechslung, die früher öfters vorkam, z. B. bei Keferstein an der Stylommatophorenniere. Ebenso verhält sich *Gundlachia*, nur daß hier der ganze eigentliche Nephridialabschnitt weiter bleibt und am Anfange, an der Urinkammer, ein kleines Coecum hat (Textfig. 123 C). Das ganze Organ liegt, da eine Lungenhöhle fehlt, im Mantel. Wie sich *Protancylus*, der noch eine Atemhöhle besitzt, in bezug auf die Niere stellt ist leider nicht untersucht.

Fig. 123.



Niere von *A. Ancylus fluviatilis*. *B A. (Velletia) lacustris*. *C Gundlachia*. Die starken Striche bedeuten den excretorischen Anteil. *o.r* äußerer Nierenporus. *o.r.p* Renopericardialgang. *A* und *B* nach André. *C* nach Pelseneer.

b) Basommatophoren ohne Harnleiter.

Zur zweiten Gruppe scheinen alle übrigen Basommatophoren zu gehören, einschließlich der halophilen. Meist öffnet sich der einfache Nieren-

sack auf einer vorspringenden Papille in die Atemhöhe. Im einzelnen bestehen vielfache Differenzen in bezug auf Größe, Form und Lage des Nephridiums, die Trennung des secretorischen Abschnittes vom ausführenden und die Lage des Nierenporus.

Die Auriculaceen, von denen Plate *Pythia*, Pelseneer*) *Auricula*-Arten genauer untersucht haben, dürften insofern an den Anfang zu stellen sein, als bei manchen der Nierenporus am weitesten in der Atemhöhle zurückliegt. Das Nephridium liegt an der Decke, zieht quer herüber nach rechts und öffnet sich ohne Papille (Textfig. 125 *A*). Ein Ureter ist nicht abgesetzt. Vorspringende Lamellen bedingen schwammige Struktur. Souleyets erste Abbildung von *Au. brunnea* stimmt damit überein.

Von den Süßwasserformen ist *Limnaea* natürlich vielfach seziert. Behme beschreibt das Nephridium von *L. stagnalis*. Die Basis reicht fast bis zur linken Wand der Lungenhöhle, und ihr vorderer Rand begrenzt den Atemraum nach vorn. Der Hinterrand erscheint ein wenig geknickt, weil die Drüse in zwei Zipfel ausläuft, die durch lockeres Bindegewebe verbunden sind. Die stark lamelläre Drüse verjüngt sich allmählich in den Ausführgang, der 2 mm hinter dem Pneumostom ausmündet. Zwischen ihm und dem Nierenporus verlaufen zwei feine Falten, die vermutlich den entleerten Urin weiterleiten. Das von Semper zu Unrecht ein Abschluß zwischen Nephridium und Ureter angegeben wurde, ist bereits erwähnt. Bemerkenswert ist Behmes Beobachtung, daß die Niere der Limnaeen bald grell gelb, bald schwarzbraun, bald ganz unregelmäßig gezeichnet ist, je nach dem Wasser, in dem das Tier lebte. Längeres Liegen in reinem Wasser zieht die Verunreinigungen aus, so daß lediglich die Färbung der gelben, geschichteten, kugeligen Concremente Geltung behält. Daß das Pericard Reste von einer Pericardialdrüse enthält, wurde erwähnt.

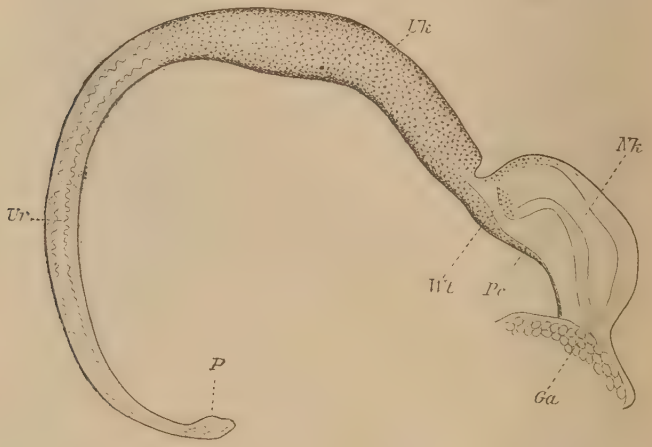
Physa verhält sich entsprechend, nach Behme, ebenso *Chiline* nach Plate, ebenso *Latia* nach Pelseneer. Wenn bei diesen der proximale Teil also secretorisch, der distale leitend ist („partie vectrice"), so greift doch die Faltenbildung im Innern auch auf den letzteren über und verwischt den Unterschied noch mehr.

Planorbis schließt sich zwar an, aber doch unter starker Umwandlung, wobei zunächst die ungemein lange Atemhöhle eine entsprechende Verlängerung der Niere zur Folge hat, zumal bei den kleineren Arten. Buchner (720) will, ohne scharfe Trennung, drei Abschnitte unterscheiden, den etwas blasig erweiterten Nierenkopf, der das Pericard von unten umfaßt und an die Eiweißdrüse stößt, die langgestreckte Urinkammer und den Ureter, der hinter dem Pneumostom auf einer kräftigen, von Paasch entdeckten Papille mündet. Der Nierenkopf geht durch eine enge Spalte in die Urinkammer über, diese aber ohne Absatz in den Ausführgang. Die Urinkammer hat das stärkste Secretgewebe auf den

*) P. Pelseneer, Sur divers opisthobranches. Bruxelles 1894.

vorspringenden Lamellen. Ihr secretorisches Epithel oder die Nephrocyten dringen nur wenig in den Anfang des Nierenkopfes (Textfig. 124) ein, der vielmehr ein niedrigeres Epithel aus kleineren Zellen mit nahezu homogenem Inhalt enthält, zugleich unter Verlust der Faltenbildungen. Bemerkenswert ist noch das Übergreifen des Nierenkopfes über den Renopericardialtrichter, der vielmehr neben der Übergangsstelle zur Urinkammer mündet (Textfig. 124 *Wt*). Die Urinkammer, bandartig gestreckt, erscheint im Querschnitt dreieckig, weil die Seitenwände keilförmig nach unten vorspringen, ihr Lumen verschwindet fast wegen der reichen Lamellenbildung. Ihr Epithel setzt sich indes in das des Ureters fort, doch unter scharfer histologischer Trennung, die Vacuolen hören plötzlich auf, die Zellen werden kleiner und flimmern. Das Epithel des Harnganges in der Papille

Fig. 124.



Planorbisniere im Längsschnitt. *Ga* Eiweißdrüse. *Nk* Nierenkopf. *P* Endpapille. *Pe* Pericard. *Uk* Niere (Urinkammer). *Ur* Ureter. *Wt* Renopericardialgang (Wimpertrichter). Nach Buchner.

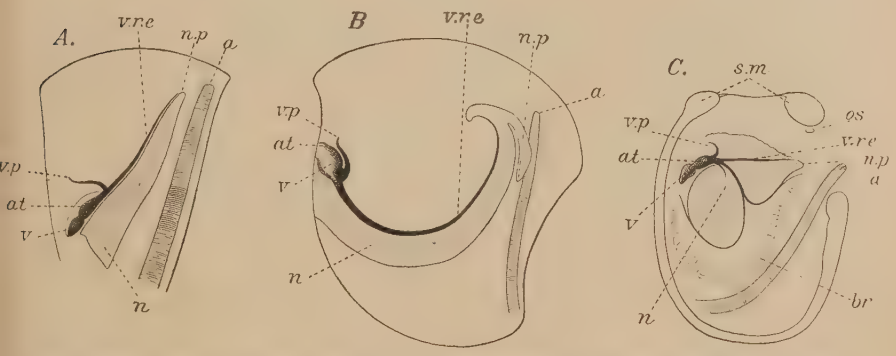
setzt sich wiederum scharf gegen das der Lungenhöhle ab, das wieder aus viel kleineren Zellen zusammengesetzt ist. Soweit die Lamellen in der Nierenwand reichen, dringen nicht nur hämolymphatische Lacunen ein, sondern das Bindegewebe enthält große rundliche Kalkconcretionen, die Moquin-Tandon verleiteten, eine Beziehung zur Schalenbildung anzunehmen. Buchner denkt schon beim Nierenkopf an Beziehungen zu einer Pericardialdrüse, und es ist wohl anzunehmen, daß es sich in der Tat um irgendwelche Abscheidung vom Pericard aus handelt, auch wenn der Kopf außerhalb liegt. Wir hätten also drei Abschnitte mit verschiedener Struktur und verschiedener Aufgabe, nämlich:

Den Nierenkopf für Ableitung löslicher Pericardabscheidungen,
die Urinkammer als das eigentliche Nephridium und
den Ureter für Entleerung des Secrets nach außen. —

Pulmobranchia (*Physa lamellata* Smith-*Isidora* [*Bulinus*] *lamellata Sar.*) hat eine andere Eigentümlichkeit erworben. Pelseneer vindiziert ihr eine Niere (Textfig. 125 *B*) wie den Limnaeen, an der Decke der Atemhöhle, mit der Concavität nach vorn gerichtet. Die Mündung aber liegt nicht auf einer Papille, sondern das Endstück biegt sich um und schlägt sich auf den weitergehenden Teil zurück, so daß ein zwar kurzer, aber doch deutlicher primärer Ureter gebildet wird.

Von den Halophilen, die durchweg einfache Verhältnisse zeigen, hat *Gadinia* nach Pelseneer und Plate ein sehr großes Nephridium im Manteldach, es mündet auf kleiner Papille im Anfang des Atemganges. Der große Hohlraum wird verengert durch Lamellen und Zotten, und die außen durchscheinenden Lamellen sind so regelrecht angeordnet, daß sie Philippi und Dall Anlaß geben zur Verwechslung mit einer Kieme, wie

Fig. 125.



Pallialorgane von *A. Auricula myosotis*. *B. Pulmobranchia* (*Isidora*) *lamellata*. *C. Siphonaria algesirae*. *a* After. *at* Atrium des Herzens. *br* Kieme. *n* Niere. *n.p* äußerer Nierenporus. *os* Osphradium. *s.m* Schalenmuskel. *v* Ventrikel des Herzens. *v.p* Pericardialvene. *v.re* ausführende Nierenvene. Nach Pelseneer.

sie ähnlich Semper bei *Auricula*, Clark bei *Otina* passiert war. Pelseneer wendet sich gegen Lacaze-Duthiers' Angabe, daß der Kern der Nephrocyten als Ablagerungszentrum der Concretion diene. Es sind die üblichen Vacuolen vorhanden, wiewohl der Kern für die Abscheidung keineswegs ohne Bedeutung ist (s. u.).

Otina und *Amphibola* verhalten sich nach Pelseneer ganz ähnlich, man kann sie an *Limnaea* anschließen. Bei *Otina* wird das Pericard von zwei Seiten vom Nephridium umfaßt, ähnlich wie bei *Auricula*. Ein großer Teil des Blutes der Lungenvene durchströmt die Niere. Eine gute Abbildung der Niere von *Amphibola* gab schon Quoy (s. Kefersteins Bearbeitung in diesem Werke).

Von *Siphonaria* endlich wurde schon bemerkt, daß die Niere nicht paarig ist, wie Haller angab, sondern sich in das allgemeine Schema einfügt. Ein Unterschied in der Konfiguration liegt in der topographischen

Anordnung, der Hauptteil liegt, wie gewöhnlich, an der Decke der Mantelhöhle, aber ein etwas kleinerer Lappen schlägt sich links neben dem Pericard auf deren Boden herab, wohin er durch die neugebildeten Keime gedrängt ist. Die Angaben von Plate, Pelseneer und Köhler lauten gleich (s. Textfig. 125 *C*). Frühere Täuschungen, welche im oberen Nierenlappen die Lunge erblicken wollten, sind bereits von Hutton und Lacaze-Duthiers korrigiert worden. Da Köhler drei kleinere Arten untersucht hat, die miteinander übereinstimmen, wird Hallers abweichende Schilderung der Verhältnisse von *S. gigas* um so unwahrscheinlicher. Bei *S. pectinata* schwillt nach Köhler der obere Nierenlappen gegen den Nierenporus zu an. Dieser liegt auf einer kräftigen Papille, die sich über die Kieme hinweglegt. Sie ist indes nicht ganz frei, sondern durch ein Frenulum am Dach der Atemhöhle befestigt; und dieses Frenulum trägt sekundäre Blättchen, die wie eine Kieme erscheinen, sich aber durch den weiten Gefäßraum unter ihrem freien Rande von einer solchen unterscheiden. Bei *S. redimiculum* beobachtete Köhler eine Weiterbildung während der postembryonalen Entwicklung. Bei einem jüngeren Tier wurde das Nephridium durch Falten, die vom Boden bis zur Decke reichten, in röhrenförmige Hohlräume geteilt, bei einem älteren war ein so dichtes Schwammgewebe entstanden, daß sich ein gemeinsames Lumen nur noch an der Papille erkennen ließ. Das zuführende Gefäß der Kieme gibt sein Blut zum Teil an die Niere ab.

Soleoliferen.

Frühere ungenaue Beobachtungen, von Cuvier an, haben hier lange zu Unklarheiten und heftigen Kontroversen geführt. Die Niere der Oncidiiden wurde mit der Lunge zusammengeworfen, woraus v. Ihering eine Stütze für seine Theorie vom doppelten Ursprung der Pulmonaten als Nephropneusten s. Stylommatophoren und Branchiopneusten s. Basommatophoren ableitete, worin ihm Semper, doch ebenfalls auf Grund ungenügender Untersuchungen, widersprach. Joyeux-Laffuie wiederholte v. Iherings Fehler. Haller beschrieb unter genauer Abbildung paarige Organe. Diese Dinge sind durch Bergh, Plate, v. Wissel und Stantschinsky richtig gestellt worden.

Für die Vaginuliden sind die Akten auch jetzt noch nicht geschlossen. Denn wenn auch Siegert, Plate, Sarasins und Fischer die Nierenverhältnisse geklärt haben, ist doch Pelseneer mit der Behauptung aufgetreten, daß auch die sog. Lunge dem Ureter zuzurechnen sei.

Für *Atopos* haben Sarasins die genauere Untersuchung geliefert.

Die Verhältnisse liegen bei den drei Gruppen ziemlich verschieden. Verfolgen wir die Ergebnisse, soweit sie vorliegen.

a) Rathouisiiden.

Die Angaben, die ich für *Atopos* machte, sind nicht durchgreifend. P. und F. Sarasin haben sie richtig gestellt, wenn auch die Deutung der

Atemhöhle als rudimentär, wenigstens in dem Sinne von „rückgebildet", bezweifelt werden kann (s. u.). Mit dem Enddarm zusammen mündet die Vagina, die Atemhöhle und mittelbar auch die Niere in die Mantelrinne. Von da schlägt sich ein kreisförmiger Komplex über den Rücken unter dem Notum hinüber bis zur linken Mantelrinne. Der ganze Umkreis mit Ausnahme eines Sektors wird von der sichelförmigen Niere eingenommen. Ihr Bau ist dicht trabekulär mit radiärer Strahlung. Der ausgeschnittene Sektor, unter dem das Pericard liegt, mit der Niere zugewandtem Vorhof, wird zum größeren Teile von einem Raume eingenommen, den ich als Lunge deutete. Sarasins zeigen aber, daß die Verhältnisse komplizierter liegen. Der Renopericardialgang sitzt der etwas verengerten Einmündungsstelle des Ureters in die Niere auf. Der Ureter, der ein weites Lumen hat, ist ein zu einer Schlinge gebogenes Rohr, das sich am proximalen Ende zu einem Blindsack erweitert. Distal mündet er klaffend in die kleine Atemhöhle, die sich wieder mit dem Enddarm zusammen nach außen öffnet. An der Umbiegungsstelle sitzt dem Harnleiter eine umfangreiche Schleimdrüse an, welche bei den Vaginuliden ihr Pendant findet (s. u.). Die Deutung der Atemhöhle bleibt wohl fraglich. Wenn man sie nach Pelseneers Auffassung der Vaginuliden beurteilt, muß man sie für einen Abschnitt des Harnleiters erklären. Leider haben Sarasins keine histologische Analyse gegeben. Ich sah im Inneren der ausleitenden Gänge nur Zylinderepithel, was gegen die Deutung als Lunge in physiologischem Sinne sprechen würde. Am besten schließt sich der ganze Komplex jedenfalls an den der Vaginuliden an (s. u.).

b) Oncidiiden.

Die durchweg entwickelte Lungenhöhle, die neben dem After und von ihm am Hinterende getrennt ausmündet, hat ein wohlgesondertes, schlauchförmiges Nephridium zum Nachbarn. Es greift im allgemeinen in einem nach vorn offenen Halbkreis vor der Lunge herum und trifft mit ihr rechts vorn am Pericard zusammen, mit dem der Renopericardialgang, den noch Joyeux-Laffuie bei der erwachsenen *Oncidiella* vermißte, durchweg in der Nähe des Atriums die Kommunikation herstellt. Im einzelnen finden sich viele Verschiedenheiten und Komplikationen, von denen Plate die allgemeinste Übersicht gab. Zunächst unterscheidet er eine symmetrische, eine halbsymmetrische und eine asymmetrische Form der Niere, in Anlehnung an die gleiche Gliederung der Lunge, je nachdem die linke Spitze ebenso weit oder weniger weit nach vorn vorragt als die rechte oder endlich beträchtlich hinter ihr zurückbleibt. Die symmetrische Niere, die wohl Haller den Anlaß gab zur Beschreibung eines paarigen Organs, findet sich bei den Gattungen *Oncidium*, *Oncidiella* und *Peronina*, die halbsymmetrische bei *Oncis*, die asymmetrische bei *Oncidina*. Die *Oncidium*-Arten zeigen die größte Mannigfaltigkeit zunächst im inneren Bau, der zwei Typen

aufweist. In dem lamellösen erheben sich viele Falten, die sich zu einem trabekulären Netzwerk verbinden und kaum einen gemeinsamen Hohlraum frei lassen, im anderen bedingen niedrige, unregelmäßige gestellte Falten ein geräumiges Lumen; der zweite Typus beschränkt sich auf *O. Amboinae*, die einzige Art aus dem Genus, die eine nur halbsymmetrische Niere hat, außerdem wiegt sie vor bei *Oncidiella*, wo allein *O. celtica* vereinzelte hohe Blätter aufweist. Die Form der Niere stellt sich bei *Oncidium* etwa so, daß ein „rückläufiger" Schenkel, tief im Atemgewebe der Lunge vergraben, rechts unten am Pericard liegt. Ein anderer Blindzipfel kann sich vorn am Pericard entlang ziehen. Dahinter erhebt sich der Nierenschlauch nach links, hinten und oben, um sich auf der linken Seite wieder entsprechend zu senken (XX, 1). In der Mitte ist er nach der Darstellung v. Wissels bei *Oncidiella* am schwächsten (1054). Er bildet namentlich an der Unterseite mehrere unregelmäßige Wülste und Ausbuchtungen, die, sowie der rückläufige Schenkel, wahrscheinlich für v. Ihering Veranlassung wurden, von Nebennieren zu reden. Auf der Unterseite, dicht links von der Medianebene, liegt die Verdickung, von der aus der Ureter beginnt. Wiewohl er nur kurz ist, ist er doch, im Gegensatz zu den Basommatophoren der zweiten Gruppe, scharf von dem eigentlichen Nephridium getrennt. Dieses, das man als Urinkammer bezeichnen könnte, springt mit einer dicken Papille in das Lumen des Ureters vor und teilt, da sie sich auf gegenüberliegenden Seiten mit der Ureterwand verbindet, seinen Anfang in zwei Taschen (XX, 3). Weiterhin durchsetzt der kurze Harnleiter das subcutane Gewebe, um sich mit feinem Porus in den Enddarm zu öffnen, kurz vor dem After. v. Wissel zeigte, daß diese von Plate nachgewiesene Öffnung nicht die einzige ist. Vielmehr erweitert sich der Ureter, während er durch die Haut zum Rectum tritt, ein wenig und treibt zwei Kanäle (XX, 2). Der nach oben gerichtete ist blind geschlossen, der untere aber öffnet sich nach außen in die Flimmerrinne, welche von der weiblichen Genitalöffnung aus nach vorn zieht. Wir haben also zwei zwar eng benachbarte, aber doch voneinander unabhängige Nierenpori, denen möglicherweise ein besonderer spekulativer Wert innewohnt (s. o.).

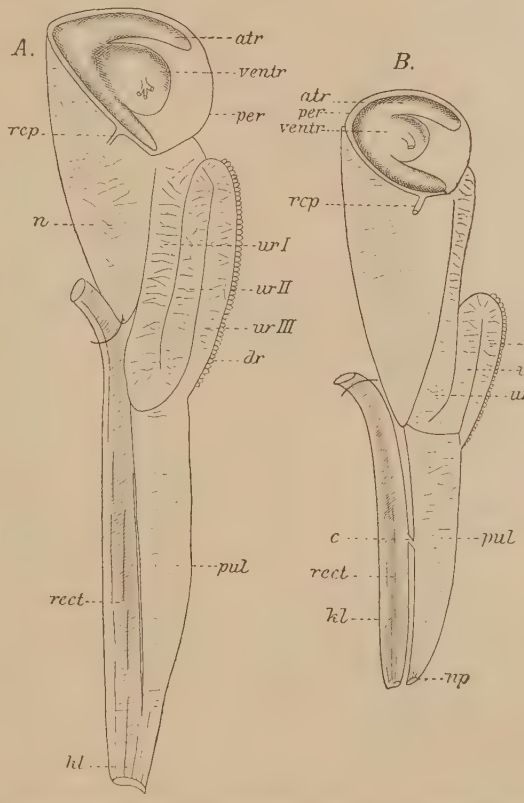
Harnconcremente fand zuerst v. Ihering in den Nephrocyten. Plate gibt an, daß Körnchen im basalen Teile sich finden, außerdem aber auch im distalen; sie sollen tingierbar sein, wie die Kerne. Er hält die letzteren für die Harnsäureconcretionen. Kein Beobachter aber gibt an, daß die Abscheidungsprodukte in besonderen Vacuolen liegen. v. Wissel beschreibt die Nephrocyten als kubisch mit basalem Kern und winzigen Concretionen. Sie entbehren einer besonderer Basalmembran und sitzen am Mantel einer dünnen Bindegewebsschicht auf, welcher weiterhin erst die Muskulatur folgt. Wo sie die Lungenwand berühren, sind sie von dem Epithel nur durch eine dünne Bindegewebslage geschieden. Von einem lacunären Bau der Nierenlamellen ist nirgends die Rede. Das

mehrschichtige Nierenepithel, das Joyeux-Laffuie beschrieb, wird zurückgewiesen. In der Nierenpapille wird das Epithel etwas feiner, als in der Niere, im Ureter wieder etwas höher, noch höher dann beim Übergange ins Rectum.

c) Die Vaginuliden.

Die nähere Kenntnis datiert vom Jahre 1897, in welchem sowohl Siegert wie Plate übereinstimmende Schilderungen von den Verhältnissen gaben, Siegert von verschiedenen Arten von den Seychellen und Ceylon, Plate von der neotropischen *Vaginula s. Veronicella Gayi*; Keller lieferte dann die ausführliche Beschreibung dieser Art. Fr. und P. Sarasin erweiterten die Kenntnisse durch anatomische und ontogenetische Studien an den malaiischen *V. boviceps* und *djiloloënsis*, die namentlich Plates theoretischen Folgerungen den Boden entzogen. Pelseneer endlich trat mit einer ganz neuen Deutung hervor.

Fig. 126.

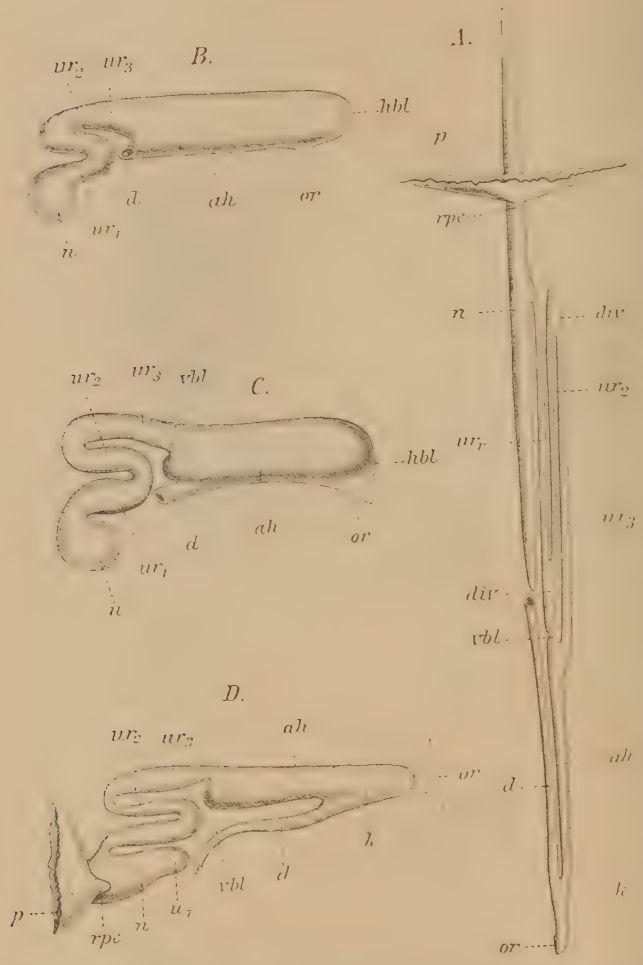


Mantelorgane von *A. Vaginula Gayi*. *B. V. Willeyi*. *atr* Vorhof. *c* Kanal. *dr* Drüsenbesatz des Ureters. *kl* Cloake. *n* Niere. *np* Nierenporus. *per* Pericard. *pul* Lunge? Ureter? *rect* Rectum. *rep* Renopericardialgang. *ur I*, *ur II*, *ur III* Ureterschenkel. Nach Keller.

An das Pericard schließt sich, durch den Renopericardialgang verbunden, das Nephridium an, bei den von Sarasins beschriebenen Arten als ein langer, bandartiger Körper, der noch weit nach vorn über das Pericard hinausragt, bei den übrigen als ein kurzer Keil, der am Herzbeutel beginnt und sich nach hinten bald zuspitzt. Bei allen Formen scheint die Gestalt mit dem Ausschlüpfen des Embryos festgelegt und unveränderlich. Vorn und rechts neben dem Pericard oder ein wenig

dahinter auf der rechten Seite öffnet sich der innere Nierenporus in den langen Ureter, der sich in drei Schenkel zusammenlegt, ähnlich wie bei *Ancylus* (s. o.). Unterschiede betreffen nur die Umbiegungsstellen der Schenkel, ihrer Lage und ihrer Form nach, die ersten werden durch wechselnde Länge der Schenkel bedingt, letztere kommen dadurch zustande, daß sich die Umbiegungsstellen zu Blindsäcken, die wohl bei ihrem geringen Lumen am ersten als Divertikel zu bezeichnen wären, verlängern können (Textfig. 127 *A*). Der dritte Ureterschenkel ist nach Siegert, Plate und Keller auf der rechten Seite mit flaschenförmigen, einzelnen Drüsen besetzt, deren Hälse gruppenweise die Ureterwand durchbrechen (Textfig. 126 *A*). Nachher verengert sich der dritte Schenkel etwas, um durch den Spalt in den in seiner Verlängerung liegenden Endraum überzugehen. Dieser Endschlauch, welchen alle Autoren als Lunge deuten, Pelseneer aber dem Ureter

Fig. 127.



A. Mantelorgane von *Vaginula djiloloensis*. *B*, *C*, *D* drei Embryonalstufen der Mantelorgane von *V. boriceps*. *ah* Atemhöhle (?). *d* Enddarm. *div* Ureterblindsäcke. *hbl* hinterer Blindsack der Atemhöhle. *k* Cloake. *n* Niere. *or* Ausmündung der Atemhöhle. *p* Pericard. *rpc* Renopericardialgang. ur_1, ur_2, ur_3 Ureterschenkel. *vbl* vorderer Blindsack der Atemhöhle. Nach P. und Fr. Sarasin.

zurechnet, verläuft neben dem Enddarm nach dessen Übertritt ins Integument und verbindet sich schließlich mit ihm zu einer Cloake, die hinten ausmündet. Abweichungen von dem allgemeinen Bild bestehen darin, daß die Lunge nach Sarasins Beschreibung noch einen kleinen Blindsack über den Ansatz des Ureters nach vorn schiebt (Textfig. 127 *vbl*), und daß bei *V. Willeyi* nach Kellers Darstellung, auf die wir gleich zurückkommen, Lunge und Enddarm getrennt dicht nebeneinander ausmünden (Textfig. 126 *B*).

Die Niere von *V. Gayi* ist innen stark trabekulär und lamellös, doch so, daß sie namentlich gegen den inneren Nierenporus zu einen großen Hohlraum als Urinkammer freiläßt. Plate fand sie voll weißer Excremente. Keller schildert die Nephrocyten als kubische Zellen mit frei vorspringenden Oberflächen, mit basalem Kern und kleinen Excretbläschen im Innern, wie sich solche auch in der Harnkammer finden, von Concretionen und Vacuolen meldet er nichts. Ich traf bei *V. Leydigi* in der Niere Zylinderepithel und große polygonale Zellen an, bereits mit spärlichen Vacuolen und gelben Körnchen. Bei *V. Hedleyi* war die Niere ebenso arm, dagegen mehr echte Concremente im Harnleiter und kräftig in Vacuolen sogar in der sog. Lunge. Die „Lunge" ist im Innern faltig der Länge, mehr noch der Quere nach, und die Falten enthalten Lacunenräume. Das Epithel wechselt von ziemlich flachen durch kubische zu zylindrischen Zellen. Der Bau der Lungenwand greift bis weit hinauf auf den Ureter über. Ich sah nur niedriges Zylinderepithel.

Plates Auffassung, die er durch eine Reihe schematischer Konstruktionen zu begründen versuchte, geht nun dahin, daß der Ureter mit der Lunge zusammen als ein ursprünglicher Atemraum aufzufassen sei. Die Niere soll auf der einfachsten Stufe stehen, die bei den Harnorganen der Pulmonaten beobachtet wird, d. h. sie soll keinen Ureter besitzen, sondern durch einen einfachen Porus in die Mantelhöhle münden; wie bei Stylommatophoren, soll sich das Atemgewebe mehr um den inneren Porus gruppieren und der Hintergrund gegen die Niere hin frei davon bleiben. Bei der Umlagerung und Zusammenschiebung soll jener Abschnitt die Lunge, dieser den Ureter gebildet haben.

Sarasins Untersuchungen zeigen, daß die embryonale Entwicklung zu diesem Schema nicht paßt (Textfig. 127 *B, C, D*). Die Niere ist anfangs eine rundliche Blase, die sich erst nachträglich streckt. Sie geht gleich anfangs in einen dreischenkligen Ureter über, der schließlich in eine relativ weite zylindrische Atemhöhle mündet, die außer dem Ureter den Enddarm aufnimmt, am hinteren Ende blind geschlossen ist und sich vor diesem Ende seitwärts öffnet. Nachher setzt sich der Ureter durch Verengerung schärfer vom Atemraum ab, und der Enddarm spaltet sich seitlich nach hinten ab, während die Öffnung allmählich ans Hinterende sich verschiebt. Die Verhältnisse entstehen also gerade in bezug auf den Ureter und die Niere ganz kontinuierlich, und der Sarasinsche Vergleich mit dem Segmentalorgan eines Anneliden liegt nahe genug.

Pelseneer, der die anatomischen Schilderungen gelten läßt, schließt aus dem Epithel des Endabschnittes, daß er nicht als Lunge funktionieren könne, wozu ein völlig abgeflachtes Epithel nötig wäre, nach Analogie anderer Schneckenlungen (s. u.). Die Atmung wäre also der ganzen Haut zuzuschreiben. Der Beweis erscheint einleuchtend. Bisher scheint noch niemand Luft in der sog. Lunge beobachtet zu haben, noch viel weniger in dem engen Ureter, der mit als Lunge dienen soll. Gegen die Deutung als Respirationsorgan spricht wohl die Tatsache, daß man an konservierten Vaginuliden den Enddarm und die Cloake bis zum After meist mit Faeces vollgestopft sieht.

Vielleicht geben bei dem Wirrnis die Verhältnisse der *V. Willeyi* einen Wink. Nach Collinges Angaben sollte sich hier die Niere mit kurzem Ureter in den Enddarm öffnen, die Lunge aber völlig getrennt vom Pericard nach hinten ziehen, um mit dem Enddarm eine kurze Cloake zu bilden.*) Keller zeigt (l. c.), daß die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, wie bei *V. Gayi*, nur mit zwei Differenzen, einmal öffnen sich, wie erwähnt, die sog. Lunge und das Rectum getrennt nach außen, sodann aber schickt diese Lunge weiter oben einen engen Verbindungsgang zum Rectum (Textfig. 126 *B*). Kellers Gedanke, nun auch noch den Endabschnitt des Rectums für Luftatmung in Anspruch zu nehmen, ist schwerlich stichhaltig.

Übersicht.

Es lassen sich innerhalb der Soleoliferen trotz aller Verschiedenheit manche verbindende Züge feststellen, die besondere Beachtung zu verdienen scheinen. Gemeinsam ist allen die scharfe Trennung zwischen Nephridium und Ureter, die zum mindesten bald in der Ontogenie auftritt — für die Atopiden und Vaginuliden ist der Besatz des (distalen) Ureters mit Schleimdrüsen charakteristisch —, Vaginuliden und Oncidiiden haben, wie wenigstens bis jetzt in vereinzelten Fällen nachgewiesen wurde, die große Eigentümlichkeit doppelter äußerer Nierenöffnungen, von denen die eine in den Enddarm führt und eine Cloake bedingt, die andere selbständig nach außen führt neben dem After. Daß dabei die Länge dieser Teile bei den verschiedenen Uretern stark differiert, scheint an dem prinzipiellen Bestande nichts zu ändern. Bei der *Oncidiella* ist nach v. Wissel (s. o.) sowohl die Cloake als der selbständig mündende Ureterabschnitt ganz kurz, bei *V. Willeyi* sind beide lang; wesentlich aber ist, daß alle diese Kommunikationen sich vollziehen, nachdem der Enddarm ins Integument übergetreten ist. Die Bindung der Ureters ans Rectum ist bei allen drei Familien die engste, jedenfalls viel enger als die an die Lunge. Sarasins Abbildungen von den Entwicklungszuständen geben wohl die Möglichkeit zu neuen Spekulationen an die Hand. So könnte wohl die seitliche Öffnung des Endraums des jüngsten Embryos, die auf der Seite des Enddarms liegt, zum After werden, indem sich der After weiter ab-

*) W. E. Collinge, Report of the slugs. Willeys Zool. Results IV. 1899.

gliederte, die endständige Öffnung aber, die bei dem ältesten Embryo noch nicht durchgebrochen ist, zum „Pneumostom". Dann würden die fraglichen Verhältnisse hergestellt sein auch ohne Hinzuziehung konstruktiver Zwischenstadien. Doch muß die positive Feststellung der Zukunft überlassen bleiben.

Die Janelliden oder Athoracophoriden.

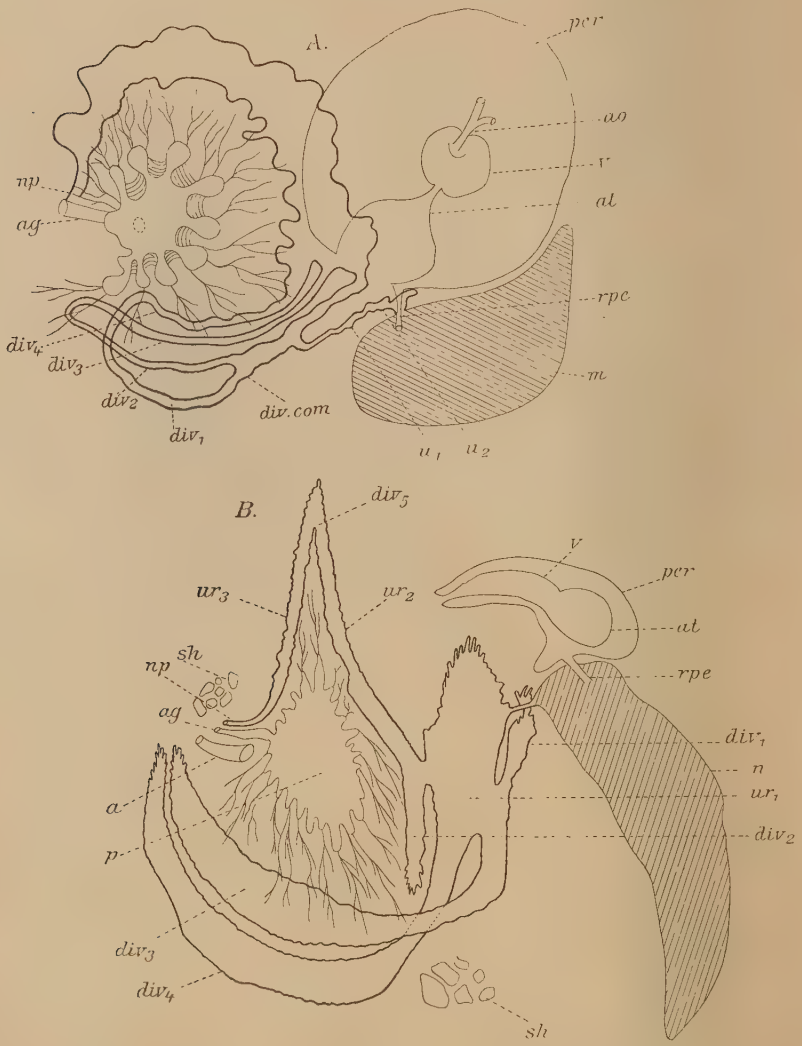
Die im weiteren Sinne mit den Succineiden verwandten, von Plate auf Grund der Lungenentwicklung allen übrigen Lungenschnecken als Tracheopulmonaten gegenübergestellten Schnecken zeichnen sich durch die höchste Komplikation des Ureters aus, wie Plate und seine Schüler Pfeiffer und Glamann zeigten. Die Niere hat sich bei *Janella* ganz unabhängig gemacht von der Lunge, der Nierenporus mündet getrennt vom Pneumostom und After nach außen, wie bereits oben geschildert ist. Sonst besteht noch eine verschieden innige Verbindung zwischen Harnleiter und Atemgang.

Die Niere bietet wenig Besonderheiten. Sie ist ein einheitlicher Sack, der nur bei *Janella* oder *Athoracophorus* in die Länge gedehnt und in der Mitte eingeschnürt ist. Der Renopericardialgang und die Öffnung in den Harnleiter oder der innere Porus liegen dicht beieinander. Die Wand ist rings in gewöhnlicher Weise trabekulär und läßt eine mittlere Urinkammer frei. Bei *Janella* beschränken sich die Lamellen auf die hintere und obere Wand so, daß die Urinkammer unmittelbar an der ventralen Wand liegt. Nur an der eingeschnürten Stelle greift das Schwammgewebe ringsherum. Man darf daraus wohl auf eine Entwicklung im umgekehrten Sinne schließen, d. h. auf ein anfangs schlauchförmiges Organ, das sich nachträglich am Anfang und Ende erweitert hat. Die innere Nierenöffnung ist bei *Triboniophorus* mit der Wand des Atriums verbunden; und Pfeiffer meint, dessen Pulsationen könnten die stoßweise erfolgende Urinentleerung bedingen, die Hedley am lebenden Tiere beobachtete. Bei *Janella* hat die innere Nierenöffnung eine Ringfalte mit eingelagertem Sphincter, von hohem Epithel bedeckt, nach Plate. Die Nephrocyten sind niedrig, mit großer Vacuole und Concretionen darin. Pfeiffer vermißte letztere aber bei *Triboniophorus*. Zurückzuweisen ist wohl die schematische Konstruktion, die Glamann von der Niere dieser Schnecke gibt. Er rechnet ihr zwei Divertikel zu, ohne daß Pfeiffers Darstellung ihm die Berechtigung gäbe, denn danach gehören sie zum Ureter.

Das Auffallendste ist nun die Umwandlung des Ureters zu einem nicht nur in eine Anzahl von links nach rechts und in entgegengesetzter Richtung verlaufenden langen Schlauche, sondern eine noch viel weitergehende Flächenvermehrung. Sie entsteht nicht nur durch Divertikelbildung an den Beugestellen wie bei *Vaginula*, sondern auch durch Hervorsprossen neuer Kanäle. Dazu kommt aber ein reicher Besatz aller der verschieden weiten Röhren mit kleinen Blindsäcken, die in den schema-

tischen Figuren weggelassen sind, sowie die Erweiterung und innere Faltenbildung der Kanäle. Eine besondere Steigerung erfährt der labyrinthische

Fig. 128.

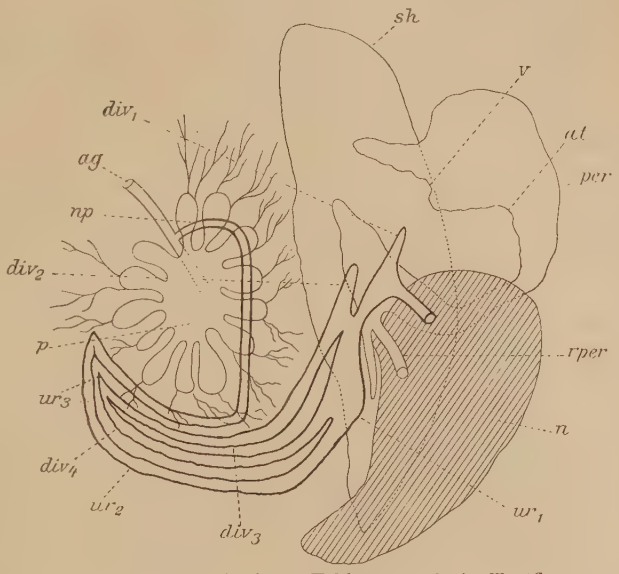


Mäntelorgane von *Aneitella*. *A A. Berghi*. *B A. virgata*. *a* After. *ag* Atemgang. *ao* Aorta. *at* Vorkammer des Herzens. *div* Ureterblindsäcke. *div. com* Diverticulum commune. *n* Niere. *np* Nierenöffnung. *p* Lunge. *per* Pericard. *rpe* Renopericardialgang. *sh* Schale. *ur* Ureter. *v* Herzkammer. Nach Glamann und Plate.

Aufbau dadurch, daß einzelne der Blindschläuche mit ihren sich berührenden Enden verschmelzen und kontinuierlich ineinander übergehen können. Die Entwirrung gelingt nur mittels Schnittserien. Denn zwischen die

Kanäle, die oft in vertikalen Etagen übereinander zu liegen kommen und daher in den Figuren nur verzerrt wiederzugeben sind, schieben sich die massenhaften Röhren des Lungengewebes ein (s. u.); einzelne Divertikel steigen bis unter die Rückenhaut auf, andere schieben sich nach links bis zum Integument vor oder treten an die einfache oder mehrfache Schalentasche heran.

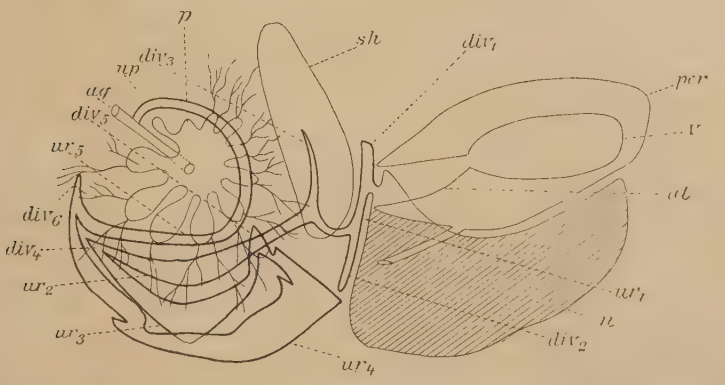
Fig. 129.



Mantelorgane von *Aneitea*. Erklärung wie in Textfig. 129. Nach Glamann.

Glamann hat versucht, durch Konstruktionen die einzelnen Stufen auseinander abzuleiten und durch hypothetische Zwischenstadien miteineinander zu verbinden. Die Einzelheiten sind indes wohl zu unsicher, es wurde schon erwähnt,

Fig. 130.

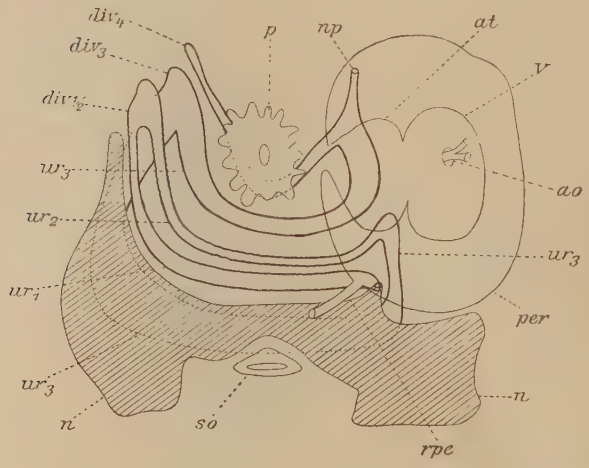


Mantelorgane von *Triboniophorus*. Erklärung wie in Textfig. 129. Nach Pfeiffer.

daß die Triboniophorusniere dem Schema zu Liebe von Glamann mißgedeutet wurde. So mag es das beste sein, die Verschiedenheiten aus der Betrachtung der Textfig. 128—131 abzulesen und vorläufig auf

die morphologische Deutung und Parallelisierung jeder einzelnen Röhre zu verzichten, wozu umsomehr Anlaß vorliegen dürfte, als die topographische Ausbildung selbst innerhalb der Art erheblichen individuellen Schwankungen zu unterliegen scheint; denn durch sorgfältige Rekonstruktion von Schnittserien durch mehrere Exemplare von *Triboniophorus* erhielt Pfeiffer Bilder, in denen die einzelnen Blindsäcke sich durchaus nicht der Zahl und Lage nach miteinander decken, von relativen Lage- und Längenverhältnissen ganz abgesehen.

Fig. 131.



Mantelorgane von *Janella*. Erklärung wie in Textfig. 129. *so* postpalliales Sinnesorgan. Nach Plate.

Vom Standpunkte einer allgemeinen Vergleichung leuchtet es ohne weiteres ein, daß sowohl die Vaginuliden wie die Ancyliden, namentlich letztere mit ihrer verschiedenen Anordnung der Ureterschenkel (Textfig. 123) gute Anknüpfungspunkte bieten. Denkt man sich einen derartigen Harnleiter in Verbindung mit dem reichverästelten, in einem weiten Blutsinus gelegenen Atemgewebe, so möchte letzterer wohl die Veranlassung geben zu weiterer Flächenvergrößerung und Verästelung, indem die Ureterwände dem Blutraume folgten.

Eigenartig ist das Ureterepithel. Plate fand darin zweierlei Zellen, einmal die Calottenzellen, d. h. nach oben erweiterte, frei über die Fläche vorgewölbte Zellen mit radiär ausstrahlendem Wimperbüschel, einzeln oder zu zweien zwischen das flache Epithel eingeschaltet. Dieses besteht aus Sternzellen mit großem Kern und rings ausstrahlenden fingerförmigen Fortsätzen, die mit denen der Nachbarn ineinandergreifen (XXI, 5). Die Entstehung aus gewöhnlichen Epithelzellen zeigen die Zellen in der Umgebung der Calottenzellen, denn sie haben noch die einfachere Gestalt und gehen erst weiterhin in die reich verästelten Formen über. Die Sternzellen sollen rein protoplasmatisch sein und durch eine Kittsubstanz zusammmen gehalten werden. Bei *Triboniophorus* traf Pfeiffer dieselben Sternzellen an, aber statt der Calottenzellen nur vereinzelte Gruppen gewöhnlicher Flimmerzellen.

Inwieweit Plates Annahme, die Niere liefere feste, der Ureter flüssige Abscheidungsprodukte, Gültigkeit hat, läßt sich an der Hand des konser-

vierten Materiales schwerlich entscheiden. Denn die Vorstellung, daß die Wasserabscheidung bei den nach Art gewöhnlicher Nacktschnecken hausenden Athoracophoriden der Flächenvergrößerung des Ureters entsprechend notwendigerweise auf ein Vielfaches vom Durchschnitt gebracht werden mußte, hat vielleicht weniger für sich als die andere, wonach ein primitiver, in drei oder vier Schenkel gebogener Ureter durch die Gunst eines ihn umschließenden, weiten Sinus zu mechanischer Wucherung angeregt wurde.

Das Gros der Stylommatophoren.

Von der reichen Masse der Landlungenschnecken bleibt eine große Anzahl, deren Excretionsorgane noch der Durcharbeitung harren. Das scheint um so bedauerlicher, als gerade hier so tiefgreifende Differenzen vorkommen, daß eine vollständige Übersicht der Systematik oder doch mindestens der systematischen Darstellung äußerst willkommen sein würde.

Man kann im allgemeinen wohl den Satz aufstellen, daß die typischen Nacktschnecken durch ihre gut differenzierten Nierenverhältnisse sich scharf in bestimmte Gruppen zerlegen lassen, während umgekehrt unsere gemeinsten Gehäuseschnecken selbst in sonst einander nahe verwandten Formen große Unterschiede zeigen können, die zwar auf ein gemeinsames Prinzip gegründet, doch gewissermaßen ganz verschiedene Entwicklungsstufen festgehalten haben. Es ist, als wenn zwischen Lunge und Niere noch kein morphologisches Gleichgewicht hergestellt wäre, sondern fortschreitende Lungenentwicklung erst noch die Ausbildung des Harnleiters beeinflußte und anregte.

Wie wenig Niere und Lunge voneinander abhängig sind, zeigt sowohl die ganz verschiedene Ausdehnung beider Organe in ihren wechselnden Kombinationen, als die Stufenfolge der Harnleiterentwicklung in ihrer sprungartigen Verteilung.

Für die erstere Beziehung führt Semper Beispiele an, freilich nach seiner älteren Nomenklatur. So sollen die ungemein charakteristischen Cochlostylen immer eine bandförmige Niere haben, mag die Lunge kurz oder lang sein; bei den *Bulimus* von Südamerika und Neucaledonien (jetzt Heliciden) ist die Niere immer ganz kurz, wenn die Lunge auch noch so lang ist. Ganz kurz ist sie bei *Acavus haemastomus*, dessen Lunge recht lang ist, bei *Stenogyra decollata* aber trotz der enormen Lungenlänge äußerst kurz. Ein durchgreifender Parallelismus ist nicht vorhanden, bei den Pomatien und Pentataenien z. B. finden sich bedeutende artliche Verschiedenheiten in Form und relativer Größe der Niere, ohne entsprechende Differenzen in den übrigen Organen. Langgestreckte oder bandförmige Nieren stehen immer senkrecht zum Mantelrand und parallel zum Enddarm. Bei den Succineen ist die Niere umgekehrt breiter als lang, und ihre Anordnung ist rechtwinklig zur vorigen.

Bei den Gehäuseschnecken allein findet sich die einfache Niere ohne abgesetzten Ureter, wie bei den Basommatophoren, aber in noch weit stärkerer Ausprägung insofern, als der Abstand zwischen Nierenporus und Pneumostom weit größer sein kann und die Niere sich auf den Winkel des Atemraums neben dem Pericard beschränkt. Daran schließt sich aber unter Umständen die Neubildung des Ureters, eines primären sowohl wie eines sekundären, innerhalb der Lungenhöhle, der primäre ist auf die Nierenwand zurückgeschlagen, der sekundäre stellt zuerst eine Rinne dar, die neben dem Enddarm verläuft und sich allmählich durch Überwölbung zum Rohr schließt, Entwicklungszustände, die den Basommatophoren fehlen, und auf die sich die Iheringsche Theorie von den Nephropneusten in erster Linie stützte.

Ich gehe von den Nacktschnecken aus.

Arioniden, einschließlich Philomyciden.

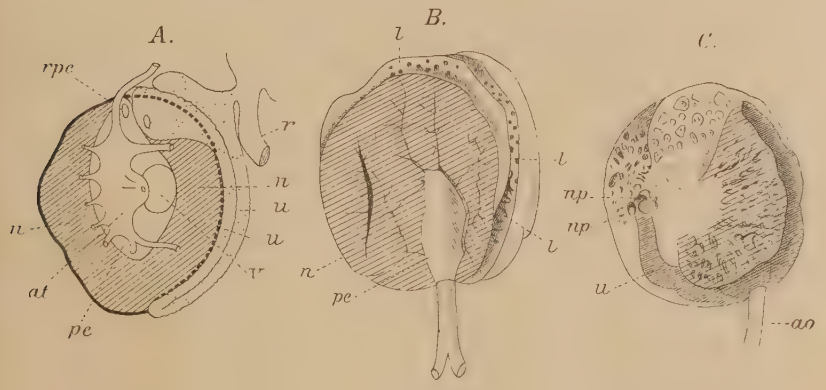
Die auffallenden Beziehungen zum Pericard, das bei den Philomyciden allmählich von der Niere umwachsen und bei den anderen völlig von ihr umschlossen wird, sind oben erörtert. Im einzelnen bestehen Differenzen in bezug auf die ungleichmäßige Breite des Ringes. Den Ureterverlauf kennen wir am besten von *Arion* selbst, wo eine Beschreibung von denselben Autoren vervollständigt wurde. Der Renopericardialgang wurde von Plate, Deschamps und Rolle*) beschrieben. Der vorn und oben gelegene innere Nierenporus führt in den geräumigen Anfangsteil des primären Harnleiters, der am rechten Nierenrande entlang nach hinten zieht und hier in den ziemlich weiten sekundären Harnleiter übergeht, der den primären Ureter und einen beträchtlichen Teil des rechten Nierenrandes besonders unten umgreift und dann vorn mit dem Enddarm ins Pneumostom mündet (Textfig. 132 *A*). Der sekundäre Harnleiter erweitert sich unmittelbar vor dem äußeren Nierenporus zu einer Tasche, die über ihn nach vorn hinausgreift (Deschamps). Beide Harnleiterabschnitte tragen im Innern Falten von verschiedener Ausbildung. Die Niere zeigt reichen Lamellenbau, der Ureter, namentlich der primäre oder rückläufige, hat seine dünne Wand in Falten gelegt. Die Umgebung der inneren Nierenöffnung trägt auf einer Strecke Flimmerepithel; die Lamellen tragen die üblichen Nephrocyten mit Vacuolen. Bei *Arion hortensis* fand Rolle keine Harnconcremente, wohl aber bei *A. empiricorum* die üblichen Kugeln. Nach Cuénot richtet sich die Größe der Vacuolen bei *A. empiricorum* nach dem Wassergehalt des Tieres. Der Ureter trägt kubisches, längsgestreiftes Epithel mit eingestreckten Calottenzellen, deren divergierende Cilien schwerlich Flimmerbewegungen auszuführen vermögen. Diese Anmerkung gilt für alle Calottenzellen, auch bei den übrigen Formen, ebenso für die von Plate aufgeworfene Frage, ob nicht alle die Querschnittsbilder vom gestreiften

*) G. Rolle, Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Jen. Zeitschr. für Naturw. XLIII 1907.

Ureterepithel auf einem Trugschluß beruhen und durch Sternzellen vorgetäuscht werden. Hier müssen Flächenbilder entscheiden. Das Ureterepithel, wie es Plate vom *Arion empiricorum* in Flächenansicht zeichnet (XXI, 4), läßt wenigstens den Beginn der Sternzellenbildung erkennen. Die gemeinsame Mündung endlich von Enddarm, Ureter und Atemhöhle, die man als Cloake bezeichnen kann, ist mit dichten, niedrigen Wimpern ausgekleidet. Der sekundäre Harnleiter entsteht, wie Heyder (l. c.) nachwies, als Rinne, die sich nachträglich zum Rohre schließt.

Die übrigen Gattungen sind nicht durchweg genügend untersucht. Bei *Anadenus* entspringt der Ureter hinten und zieht in schwachem Bogen zum Pneumostom (Textfig. 132 *B, C*), bei *Oopelta* scheint es ähnlich zu sein, nur daß er sich in seinem proximalen Teile enger an die Niere an-

Fig. 132.



Mantelorgane von *Arioniden*. *A* Arion (ohne Lunge). *B* und *C* Anadenus. *A* von oben. *B* und *C* von unten. In *C* ist die rechte Nierenhälfte nach links zurückgeschlagen. *ao* Aorta. *at* Vorkammer. *l* Lunge. *n* Niere. *pe* Pericard. *pn* Pneumostom. *u* Ureter. *v* Herzkammer. *A* nach Deschamps. *B* und *C* nach Simroth.

schmiegt. Wenn auch die Untersuchung auf Schnittserien bei dem seltenen Materiale noch aussteht und der Ureterverlauf nicht hinreichend klar liegt so läßt sich doch schon behaupten, daß das mit Concrementen reich beladene Nephrocytenepithel bis in den Unterlauf des Harnleiters ausdehnt, annähernd bis zum äußeren Nierenporus. Bei *Anadenus* liegt der weite äußere Nierenporus innerhalb der Lunge neben dem Pneumostom, durch das der Harn entleert zu werden scheint. Eine manschettenartige Falte auf der dem Atemloch abgewendeten Seite des Nierenporus sorgt für die richtige Ableitung und verhindert den Erguß in die Lunge.

Der Umstand, daß das Nierenepithel im Ureter herabzieht, scheint wichtig für die Deutung, denn er schließt die Arionidenniere an die der anderen Formen an, bei denen der Unterschied zwischen Nephridium und gewundenem Harnleiter im embryonalen oder auch noch im reifen Zu-

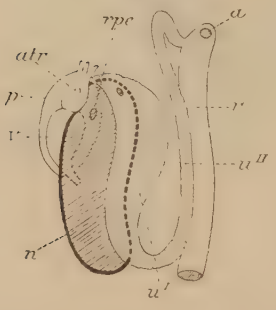
stande verwischt ist, d. h. an die Vaginuliden und Ancyliden, im weiteren Sinne auch an die Janelliden. In diesem Sinne schlug ich vor, Arioniden, Philomyciden, Vaginuliden und Janelliden als Klasturethra oder Knicknieren zusammenzufassen, wozu jetzt noch die Ancyliden zu rechnen wären.

Limaciden und Urocycliden, Parmacella.

Ältere Schilderungen stammen namentlich von Leidy. Nachher nahm ich die Tiere vor. Meine Angaben sind von Behme referiert, von Plate revidiert worden; auch v. Ihering hat eine Korrektur angebracht, nicht ganz in Übereinstimmung mit letzterem. Sempers Skizzen und Notizen laufen auf dasselbe hinaus, was Plate angab. Über die Ackerschnecken hat Rolle kürzlich Bemerkungen hinzugefügt. Ich selbst habe die makroskopischen Verhältnisse einer Anzahl kaukasischer Gattungen dazu beschrieben.

Das Herz ist etwa so weit nach vorn verschoben, wie bei *Daudebardia* (s. u. Textfig. 134), nach Plate infolge rechtsseitiger Verkürzung der Niere. Diese ist als annähernd kreisförmiger Sack an Boden und Decke des hufeisenförmigen Atemraums, der sich nach rechts und links ausdehnt, auf eine kürzere Strecke befestigt. Innen enthält sie bei *Limax* Lamellen mit Sekretgewebe, bei *Agriolimax* bleibt der größere Teil der ventralen Fläche frei, so daß hier die Harnkammer bis zum Boden reicht. Die Niere öffnet sich rechts vorn durch ein einfaches Loch in den Nierenharnleiter (Ureter descendens Plate), der sie sichelförmig umfaßt, hinten quer verläuft und in den sekundären oder Darmharnleiter (Ureter ascendens Plate) übergeht. Dieser greift mit einem faltigen Blindzipfel, der nur wenig Drüsenzellen in der normalen Ureterauskleidung enthält, über das Nephrostom hinaus. Ich hatte diese Erweiterung als Schleimdrüse bezeichnet, während v. Ihering eine Schlinge darin sehen wollte, wie denn auch solche Endschlingen mit Sicherheit bei verschiedenen Formen vorkommen (s. u.). Plate nimmt an, daß die Öffnung früher weiter nach vorn lag, daß aber das Atemloch sich weiter nach hinten verschob, also eine Detorsionserscheinung. Der primäre oder Nierenharnleiter ist auf der Nierenseite stark faltig, mit Lacunen in den Falten, nahe der Nierenöffnung, im Ureterkopf trägt er Flimmerepithel, nachher von Stelle zu Stelle eine Calottenzelle. Ureter und Enddarm bilden eine flimmernde Cloake, die über dem Pneumostom getrennt ausmündet. Der Darmharnleiter hat eine Cuticula, die sich an vorspringenden Stellen stark verdickt

Fig. 133.



Niere von *Limax*. *a* After. *atr* Vorkammer. *n* Niere. *p* Pericard. *r* Rectum. *rpc* Renopericardialgang. *u I* primärer, *u II* sekundärer Harnleiter. *v* Herzkammer. Nach Deschamps.

und wie aus Stäbchen zusammengesetzt ist, die Flimmern vortäuschen können (Rolle). Bei *Agriolimax agrestis* vermißt Rolle durchweg Concremente in den Nephrocyten, die nur zum Teil wasserklare Vacuolen enthalten.

Bei *Amalia* ist die Niere, deren Ventralseite wieder frei ist von Secretgewebe, blattförmig erweitert (XX, 6). Der primäre Ureter geht aber weit nach links, die endständige Erweiterung am sekundären Ureter fehlt. Plate denkt wieder an Verschiebung durch Detorsion.

Parmacella schließt sich makroskopisch an *Limax* an, doch ohne die endständige Erweiterung, *Lytopelte* uud *Mesolimax* an *Agriolimax*, namentlich erstere mit starker Endschlinge am Ureter. Auch *Metalimax*, in der Niere *Limax* ähnlich, hat eine Endschlinge trotz der vorderen Lage des Pneumostoms, *Monochroma* und *Gigantomilax* gleichen wieder mehr *Limax*, letzterer hat die Schlinge recht stark ausgebildet und ihre distale Hälfte erweitert.

Paralimax zeigt schon mehr Abweichungen. Die an allen Wänden stark lamellöse Niere trägt den weiten primären Harnleiter, in dessen rechte Wölbung der Nierenporus mündet, nur auf der Oberseite, eine Endschlinge fehlt. Der Nierenharnleiter hat namentlich auf der der Niere zugekehrten Wand die Wabentruktur eines Netzmagens, von der ventralen Fläche bleibt die dem Enddarm zugekehrte Hälfte glatt. Wabige Falten durchziehen den sekundären Ureter, distal verstärkt. Täubre zeigt auf Querschnitten die Ureterfalten. Sie sind niedriger als die Nierenlamellen und stark lacunös (XX, 7). Das kubische Epithel soll auf dem Faltenscheitel auf 6—8 Zellen Breite einen glänzenden Saum mit kurzen Cilien tragen; dazu hat der Ureter vereinzelte Calottenzellen und die Nephrocyten je eine Excretkugel, die sich mit Hämatoxylin blau färbt.

Bei *Urocyclus* liegt das Herz quer vor der halbkreisförmigen, ebenfalls quer gestellten Niere. Die Urinkammer erreicht die ventrale Fläche, der die Secretlamellen fehlen. Der primäre Ureter, dessen Lumen durch dichte, kulissenartig sich überschiebende Falten sehr verengert wird, zieht auf der oberen Seite der Niere, zwischen ihr und der Schalentasche nach links und unten, wo er in den sekundären umbiegt, im üblichen Verlauf am Enddarm ohne Endschlinge. *Urocyclus* steht somit wohl unter den Limaciden *Paralimax* am nächsten (1010).

Wesentlich scheint mithin für alle Limaciden die scharfe Trennung zwischen Niere, primärem und sekundärem Ureter, die wieder durch Weite und Verlauf sich unterscheiden, der primäre ist durchweg weiter und an die Niere gebunden, wie der sekundäre an den Enddarm.

Hyalina, Vitrina, Zonites, Helicarion u. a.

Man wird diese um so besser hier anreihen können, als die von Behme untersuchten Vertreter einschließlich der von Plate zerlegten *Vitrina* sich ohne weiteres an *Limax* angliedern, ohne die Erweiterung

am Ende des geschlossenen sekundären Ureters. Die Verlegung des Pneumostoms nach rückwärts führt bei *Vitrina* zur stärkeren Verschiebung der Niere nach links. Die Concremente sind bei *Vitrina pellucida* nur 0,011 mm groß, rund, oval, unregelmäßig, einzeln oder zu Drüsen verbunden, bei *Hyalina radiatula* etwas größer und drüsig. Bei *Zonites* sind die Concretionen während des Sommers nach Nalepa durchsichtig und blaßgelblich, im Winter werden sie schmutziggelb. Im übrigen sind sie regelmäßig oder drusig, mit verschiedener Schichtung und radiärer Streifung, mit einem ebenso formwechselnden Zentralkörperchen, auf welches im polarisierten Lichte das Achsenkreuz nicht mit übergreift.

Hierzu kommt nach Semper *Helicarion*, nach Wiegmann *Vaginа* und *Macrochlamys*.

Testacelliden und Verwandte.

Plate hat *Daudebardia* und *Testacella* am genauesten untersucht und die Angaben Lacaze-Duthiers über die letztere mit verwandt.

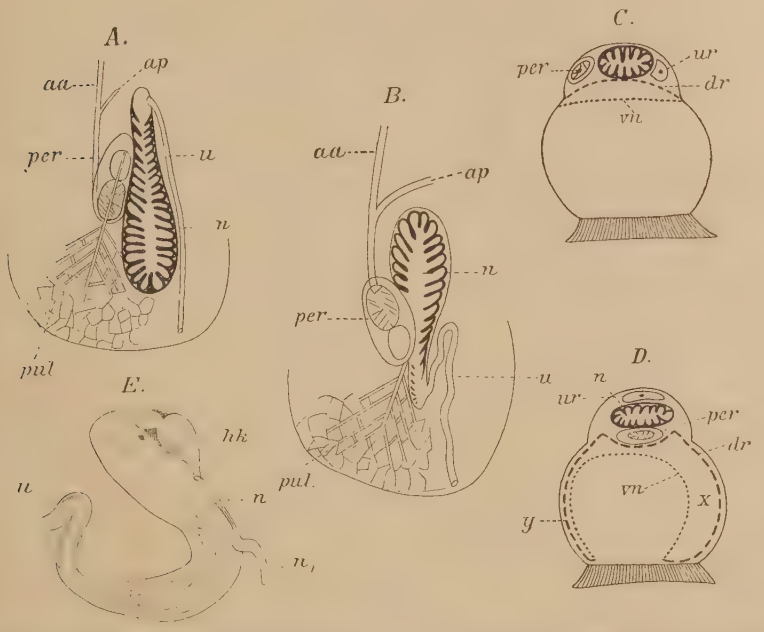
Bei *Daudebardia rufa* sind alle Teile vorhanden, Nierensack, Nieren- und Darmharnleiter oder Ureter descendens und ascendens. Die Niere liegt mit dem Herzen und dem Atemgewebe der Decke an. Das Pericard liegt sehr weit vorn, zum Teil unter der Niere, die Vorkammer nach vorn. Der Nierenharnleiter, der rechts neben der Niere verläuft, ragt vorn noch über die Nierenspitze hinaus. Ureter und Enddarm bilden zusammen eine Cloake, die wieder in den Atemgang führt, so daß schließlich nur eine Öffnung außen sichtbar ist. Die Lunge liegt der Hauptsache nach hinter dem Herzbeutel.

Bei *Libania* (*D. Saulzyi*) sind die Lagebeziehungen durch die Ausdehnung des Lungensackes zu Spalträumen, die bis zur Sohle hinunterreichen, unter Einsenkung des Diaphragmas in die Leibeshöhle verschoben. Der rechte, stärkere Raum hat den Hauptzug ausgeübt. Dadurch ragen Niere und Herz bruchsackartig in den Atemraum hinein, der Herzbeutel liegt unter der Niere, der primäre Harnleiter oder Ureter descendens über ihr, mit etwas gewundenem Verlauf. Der Nierensack gibt einen Zipfel in das kleine Gewinde. Die Cloake mündet getrennt vom Atemloch aus, das hier nicht zu einem Atemgange verlängert ist.

Bei den Testacellen ist bloß der primäre Harnleiter angelegt; er entspringt am hinteren Ende der Niere und öffnet sich hinten in die Lungenhöhle. Der Harn wird durch Flimmerepithel zum Pneumostom befördert. Mit der Umkehr sind Herzkammer und -Vorkammer in dem rechts von der Niere liegenden Pericard vertauscht, erstere ist nach vorn, letztere nach hinten gerichtet. Dabei sind die Organe ebenso bruchsackartig vorgewölbt, weil die Lunge gleichfalls zu Luftsäcken, welche die Reserveluft mit unter die Erde nehmen, erweitert ist. Während die Verhältnisse bei *Testacella Maugei* auf diesem Stadium bleiben, weichen sie bei den übrigen (*T. Gestroi, haliotidea, bisulcata* und *fischeriana*) noch weiter

ab, dadurch daß der vordere größere Teil des Nierensacks und der Herzbeutel in den vorderen Luftsack hineinragen und damit aus der eigentlichen Mantelhöhle sich entfernen. Der Ureter beginnt mit einer sackförmigen, faltigen Erweiterung, die sich größtenteils nach vorn über die Niere hinüberlegt. Daß das Pericard rechts von der Niere liegt, ist die Folge des rechten größeren Luftsackes. Die inverse Lagerung von Kammer und Vorkammer wird bedingt durch die Lebensweise der Schnecken: das Hinabkriechen in die Regenwurmlöcher führte zur Ver-

Fig. 134.



Mantelorgane von Raublungenschnecken. *A* hypothetische Stammform der *Testacelliden*. *B* hypothetische Stammform von *Testacella*. *C* Querschnitt durch *Daudebardia rufa*. *D* Querschnitt durch *Libania*. *E* Niere von Phrixolestes. *aa* Aorta anterior. *ap* Aorta posterior. *dr* Diaphragma. *hk* Herzkammer. *n* Niere. n_1 Nierenblindsack. *per* Pericard. *pul* Lunge. *u* Ureter. *x*, *y* Lungenerweiterungen. *A*—*D* nach Plate. *E* nach Simroth.

lagerung der klein gebliebenen Schale aus Hinterende; die Erweiterung des Atemraumes über die Schale hinaus und der damit von vorn her wirkende Zug brachte die Umkehr. Plate hat an verschiedenen schematischen Figuren den Hergang zu erläutern gesucht (Textfig. 134). Lang konstruierte die Zeichnung einer hypothetischen Zwischenstufe.

Da bei den Daudebardien der sekundäre Ureter vorhanden ist, bei den Testacellen nicht, so können beide nach Plates Meinung nur von einer gemeinsamen, den ersteren näher stehenden Stammform abgeleitet werden.

Von Plates histologischen Angaben folgendes:

Nur bei *Testacella Maugei* scheinen die Cilien, wie normaler Weise überall auf dem Atemgewebe, so auch in der Harnfurche zu fehlen, außer in der Umgebung des Afters. Der Harn kann aber hier leicht durch eine von der vorgewölbten Leber und den Boden der Mantelhöhle gebildeten Rinne entleert werden. Die anderen Arten führen ihn durch Wimperung aus.

Der sekundäre Ureter von *Libania* zeigt keine Calottenzellen, sondern ein gleichmäßiges Flimmerepithel, wie es von *Ancylus* angegeben wird (s. o.). Umgekehrt sind bei *Testacella fischeriana* Calottenzellen auch zwischen den Flimmerzellen der Dorsalwand der Hinterhälfte der Lungenhöhle in typischer Ausbildung weit verbreitet. Auf der Ventralseite fehlen sie. Bei einem Individuum bildete solches Epithel sogar einen Blindsack vom Aussehen des Ureters.

Testacella hat typische rundliche Harnconcremente, bei *Daudebardia* sind sie oft drusenartig verkittet. Die ersteren färben sich mit Hämatoxylin blau, die letzteren nicht.

Plutonia schließt sich in der allgemeinen Konfiguration der Niere, des primären und sekundären Ureters an *Limax* an, doch ohne die Endschlinge des Ureters.

Von den kaukasischen Gattungen kann ich, bei der Seltenheit des Materiales, nicht einmal überall das makroskopische Bild geben, daher ich mich auf kurze Angaben beschränke. Bei den meisten greift die Lunge erweitert über den kleinen Mantel hinaus, doch einfach limaxartig, ohne weitere Umbildungen, daher auch für die Niere keine wesentlichen Umlagerungen erforderlich werden. Nur *Selenochlamys*, mit dem minimalen Mantel am Ende erinnert etwas an die Testacellen, und das prägt sich anatomisch dadurch aus, daß Niere und Pericard transversal zum Körper gestellt sind. Dabei liegt die Niere vor dem Herzbeutel und greift mit einem Lappen links über das Atrium hinaus. Bei *Parmacellilla* liegt sie der Längsachse parallel, der kurze sekundäre Ureter erweitert sich zu einer Endblase. Bei *Chrysalidomilax* ist die Niere gestreckt und umgekehrt **S**-förmig gewunden, wobei sich der Kopf zwischen die Herzvorkammer und das Atemareal einschiebt. Hinten reicht sie bis weit nach rückwärts zum Atemloch, so daß ein Ureter überhaupt zu fehlen scheint. Bei *Trigonochlamys* scheint die Ähnlichkeit mit *Limax* am größten, wieder hat der sekundäre Ureter die endständige Erweiterung. Daran schließt sich *Pseudomilax* an mit etwas mehr gestreckter Niere. Wenn *Ilyrcanolestes* die gleichen Umrisse zeigte, so blieb es doch unsicher, ob ein primärer Ureter vorhanden ist, oder ob die Niere hinten gleich in den sekundären Harnleiter, der die Enderweiterung trägt, übergeht. Es wäre dann allerdings morphologisch wohl anders zu deuten (s. u.). *Phrixolestes* endlich (Textfig. 135 *E*) hat wieder die Niere mehr schlauch- oder bandartig, ähnlich gekrümmt wie bei *Chrysalidomilax*. Der primäre Ureter blieb unsicher,

der sekundäre war der einzige unter den kaukasischen Formen, bei dem die Endblase nicht durch einfache Erweiterung, sondern durch Schlingenbildung zustande kam. An der Niere fiel ein Blindsack auf, der ganz vereinzelt dasteht.

Die Übersicht lehrt, daß bei *Selenochlamys* eine Verlagerung von Pericard und Niere eingetreten ist, während die übrigen die Verschiebung des Atemlochs nach hinten durch Erweiterung der Schlingenbildung am Ureterende zum Ausdruck bringen.

Andere beschalte Raublungenschnecken.

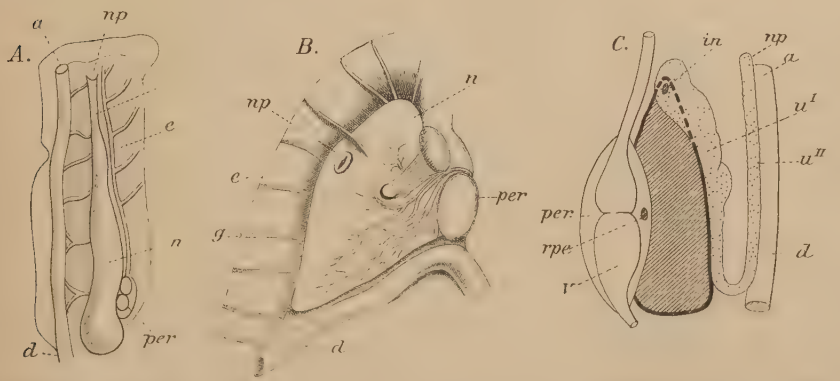
Hiervon hat namentlich Beutler *Paryphanta* genau beschrieben. Die Niere trägt ringsum Lamellen, zum Teil mit Querbrücken. Der primäre Ureter beginnt mit einer Erweiterung der „Harnblase". Er läuft auf der Niere zurück und öffnet sich hinten in die Lunge, denn ein sekundärer Ureter fehlt, er wird durch eine Rinne neben dem Enddarm ersetzt, sie trägt, wie der glattwandige Ureter, Zylinderepithel; die typischen Harnconcremente sind schwach blau tingierbar.

Glandina hat nach Semper dieselben Verhältnisse, Öffnung des primären Ureters im Grunde der Lunge, Mangel des sekundären. Bei *Streptaxis* dagegen ist nach Ihering sowohl der primäre wie der sekundäre ausgebildet.

Pupiden.

Hiervon haben Braun und Behme *Pupa*- und *Buliminus*-Arten geschildert, ich den *B. pruinus* von den Azoren, dazu Plate *B. obscurus*.

Fig. 135.



Mantelorgane von *A Buliminus pupa*. *B Borus oratus*. *C Helix pomatia*. *a* After. *at* Vorkammer. *g* Falten. *i.n.p* innere Nierenöffnung. *l* Lunge. *n* Niere. *np* äußere Nierenöffnung (in *B* = *i.n.p*). *per* Pericard. *rpe* Renopericardialgang. *u I* primärer, *u II* sekundärer Harnleiter. *v* Herzkammer. *A* nach Behme. *B* nach v. Ihering. *C* nach Deschamps.

Die Schlüsse, die er von der Gattung ableitet, werden hinfällig, da er das Genus mit dem neotropischen *Bulimus* verwechselt.

Die Schnecken haben Basommatophorenniere, das Organ verjüngt sich bald und läuft dem Enddarm parallel in einiger Entfernung von ihm zum Atemloch (Textfig. 135 *A*). Plate bemerkt, das *B. obscurus* die einzige Form ist, bei der bisher im Ureter gar keine Flimmerzellen zu finden waren. Doch hat er die anderen hierher gehörigen nicht geprüft.

Die Harnconcremente verhalten sich sehr wechselnd, namentlich dem Durchmesser nach. Das tritt hervor, wenn wir die Tiere nach der Größe ordnen.

Größe der Concremente.

Buliminus radiatus . . . 0,015 mm,
Buliminus obscurus . . . 0,039 mm,
Pupa avenacea . . . . . 0,045—0,051 mm.

Man kann fast behaupten, daß hier die Größe der Harnkugeln im umgekehrten Verhältnis steht zur Größe der Tiere. Die Concremente sind fast durchweg kugelig, konzentrisch geschichtet und radiär gestreift, bei der *Pupa* oft ein runder oder dreieckiger goldgelber Kern, darum hellere und endlich dunklere Schichten.

Achatiniden, Stenogyriden, Clausiliiden.

Clausilia hat nach Behme, so gut wie *Rumina decollata*, den vollkommenen Bau mit primärem und sekundärem Ureter, *Cochlicopa lubrica* dagegen wieder den der Pupiden. Dabei ist die Niere von *Clausilia* nach Wiegmann dreimal, bei *Rumina* nur doppelt solang als das Pericard. *Partula* hat nach Pilsbry die Niere von *Cochlicopa*, geradegestreckt. Doch liegt die Öffnung noch weit vom Mantelrande. Nach Sempers Zeichnung ist eigentlich kein Ureter vorhanden, denn was er als solchen deutet, ist bis zur Mündung von dichten Falten durchsetzt. Von der Öffnung wendet sich eine Harnfurche scharf unter 180° zurück, sie verstreicht bald. Bei *Achatinella* liegt nach Pilsbry die Niere parallel mit dem Pericard. Ein langer Ureter läuft gerade nach vorn bis zum Mantelrande. Von seiner vorderen Spitze biegt eine Rinne schräg nach hinten herüber zum Rectum. — Die Abbildung, die Quoy von *Achatina mauritiana* gab, deutet primären und sekundären Ureter an.

Bulimuliden und Heliciden.

Die Untersuchungen v. Iherings, welche die Nephropneustentheorie an den beschalten Stylommatophoren beweisen sollten, gingen von den großen gestreckten, neotropischen Formen aus, die damals als *Bulimus* zusammengefaßt wurden. Sie ergeben die Reihe:

Bulimus oblongus. Die Niere öffnet sich mit einfacher Papille in die Atemhöhle. Primärer und sekundärer Ureter fehlen, resp. letzterer ist ohne Deckmembran (Textfig. 135 *B*).

B. auris leporis. Primärer und oberes Drittel des sekundären Ureters fertig gebildet, zwei Drittel des letzteren noch offen.

B. papyraceus. Primärer und obere zwei Drittel des sekundären Ureters geschlossen, nur das Endstück des letzteren, d. h. das zum Atemloch führende Drittel noch offen.

B. blainvilleanus. Auch der sekundäre Ureter ganz geschlossen.

Semper schied nach Gattungen, *Mormus papyraceus, Borus oblongus, ovatus, maximus, Dryptus blainvilleanus, Otostomus auris leporis. Mormus* und *Otostomus* kommen nach Martens zu *Bulimulus, Dryptus* und *Borus* nach Pilsbry zu den Acaviden, resp. Heliciden. Damit verlieren also v. Iherings Ableitungen als Spekulationen über unmittelbare phylogenetische Verwandtschaft ihren Wert. Doch bleibt der allgemeine Gedanke bestehen, daß der Entwicklungsverlauf in solcher Weise sich vollzog. So schildert erst neuerdings Marie Krahelska*, daß *Arianta arbustorum* in dem Längenverhältnis zwischen geschlossenem und offenem sekundären Harnleiter starke individuelle Schwankungen zeigt.

Dem Nierenbau nach können Bulimuliden und Heliciden nicht geschieden werden. Als charakteristisch für die Bulimuliden gibt Pilsbry die Kürze der dreieckigen Niere an, die das Pericard nicht übertrifft. Der primäre Ureter läuft nach rückwärts, der sekundäre ist fast immer ganz geschlossen, so bei *Bulimulus, Drymaeus, Placostylus, Orthalicus, Auris, Thaumastus, Amphibulima.*

Für die Heliciden scheint besonders bemerkenswert, daß zwar überall mindestens der rückläufige primäre Ureter vorhanden ist, daß aber *Vallonia* nach Behme als Ausnahme dasteht mit der Basommatophorenniere. Das Material läßt sich etwa so weit zur Übersicht orden:

Heliciden mit gestreckter Basommatophorenniere.

Vallonia.

Heliciden ohne Ureter, die Niere öffnet sich mit einfacher Papille in die Lunge.

Acaviden: *Borus.*

Heliciden mit rückläufigem primären Ureter.

Acaviden: *Dryptus.* Sekundärer Ureter ganz geschlossen.

Gonostoma. Sekundärer Ureter fast ganz geschlossen.

Helix lenticula Fér., *lens* Fér., *lenticularis* Morel., *maroccana* Mor., *obvoluta* Müll. u. a.

Triodopsis. Sekundärer Ureter öffnet sich etwas hinter der vorderen Nierenspitze.

H. personata.

Fruticicola.

a) *Petasia.*

H. bidens. Drei Viertel des sekundären Harnleiters geschlossen, ein Viertel offen.

b) *Trichia.*

* Marie Krahelska, Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. XLVI 1910.

H. hispida Z., *lucida* Zgl., *Erjaveci* Brus. Sek. Ureter öffnet sich unmittelbar vor der Nierenspitze.

c) *Monacha.*

H. incarnata. Sek. Ureter ganz offen.

f) *Carthusiana* Kob.

H. carthusiana, syriaca Müll. Sek. Ureter bildet eine offene Rinne.

g) *Eulota* Hartm.

H. fruticum Müll. Sek. Ureter ganz geschlossen.

H. strigella Drap. Sek. Ureter ganz offen.

Campylaea.

H. cingulata und 8 andere Spezies. Sek. Ureter ganz offen.

H. cyclolabris. Ein Viertel des sek. Ureters geschlossen, drei Viertel offen.

Chilotrema.

H. lapicida Z. Sek. Ureter ganz offen.

Arianta.

H. arbustorum. Sek. Ureter öffnet sich etwa in der Mitte der Niere. Individuell wechselnd (s. o.).

Pentataenia.

a) *Tachea.*

H. nemoralis und 4 andere Spezies. Sek. Ureter öffnet sich auf der Höhe der vorderen Nierenspitze.

b) *Macularia.*

H. chorista Bourg. Sek. Ureter öffnet sich etwa vor der Nierenspitze.

H. vermiculata und *Wagneri* Rossm. Sek. Ureter ganz offen.

H. Coddringtonii. $^5/_6$ des sek. Ureters geschlossen, $^1/_6$ offen.

c) *Iberus.*

H. muralis und 6 andere Spezies. Sek. Ureter ganz offen.

H. niciensis Fér. $^3/_4$ geschlossen, $^1/_4$ offen.

d) *Levantina* und e) *Eremia.*

H. Maltziana Parr. und *H. desertorum.* Sek. Ureter fast ganz offen.

f) *Pomatia.*

11 Arten. Sek. Ureter ganz geschlossen.

Xerophila.

a) *Euparypha* Hartm. b) *Heliomanes* Moqu.-Tand.

H. pisana und *variabilis.* Sek. Ureter ganz offen.

c) *Helicella* Moqu.-Tand.

H. cretica Fér. Sek. Ureter ganz offen.

H. candicans, obvia, arenarum. Etwa $^1/_{10}$ geschlossen, $^9/_{10}$ offen.

Plectotropis.

H. sumatrana. Niere doppelt solang als das Pericard. Sek. Ureter ganz geschlossen (Wiegmann).

Hadra.

H. argillacea. Niere dreimal solang als das Pericard. Sek. Ureter ganz geschlossen (Wiegmann).

Helix quimperiana. Sek. Ureter ganz geschlossen.

H. noverca Friv. Sek. Ureter ganz offen.

Helix von Colorado, unbestimmte Art. Der primäre Ureter reicht nur bis zur Hälfte der Niere rückwärts. Von da an offene Rinne (Semper).

Amphidromus.

A. argillaceus. Niere fünfmal solang als das Pericard. Sek. Ureter ganz geschlossen (Wiegmann).

A. interruptus hat sogar eine Niere von der sechs- bis siebenfachen Länge der Pericards (Jacobi).

Aus der Liste ergibt sich der reiche Wechsel oft innerhalb der einzelnen Gruppen. So unvollständig sie noch ist, scheint es doch, daß man eine geographische Folgerung ziehen kann: Bei den süd- und ostasiatischen Formen scheint die Durchbildung viel gleichmäßiger vollendet, bei neotropischen und namentlich europäischen Formen scheint sie vielmehr im Fluß.

Über den inneren Nierenporus macht Semper einige Angaben. Meist ist er ein einfaches Loch (oder ein enger Kanal, s. o.). Bei *Orthalirus phlogerus* ist er von einer doppelten Ringfalte (XX 9), bei *Dryptus blainvilleanus* wallartig umrandet, bei *Xesta mindanaensis* findet sich eine ovale, ziemlich große Klappe über dem weiten Loch, bei *Helicarion Cuvieri* sogar deren zwei. Auch die Lage wechselt etwas. Meist liegt er an der Nierenspitze, bei *Leuchroa* weiter dahinter am rechten, bei *Hadra* am linken Nierenrand u. dgl.

Ähnlich verschiebt sich der primäre Ureter, so daß er bald frei von der Lunge aus zu sehen ist, bald erst auf Querschnitten.

Bei *Helix* führt nach M. Krahelska aus der Niere ein feiner Gang in den taschenförmig erweiterten Anfang des primären Ureters. Er trägt viel feinere Cilien als der Renopericardialgang, die Wimpern sind distalwärts nach dem Ureter zu gerichtet. Das Wimperepithel geht über in das nicht wimperende der Tasche, dem zahlreiche Schleim- oder Becherzellen beigemischt sind.

Patuliden s. Entodontiden.

Patula rotundata hat nach Behme einen völlig geschlossenen sekundären Ureter.

Succineiden.

Zu den Elasmognathen hätten wir außer *Succinea* die Janelliden (s. o.) und *Hyalimax* zu rechnen, mit welch letzterem ich *Neohyalimax* einfach

zusammenwerfen zu sollen glaube.* Die braune Niere wird vorn und auf beiden Seiten von einem hufeisenförmigen Atemraum umschlossen. Der sekundäre Ureter ist mit verzweigten Falten ausgestattet (Pelseneer).

Bei *Succinea* fand Paasch den geschlossenen Ureter. v. Ihering, Semper und Behme haben näher untersucht. Ich folge letzterem, da er am genauesten beschreibt. Die drei deutschen Arten *S. putris*, *Pfeifferi* und *oblonga* stimmen genau überein. Die Lungenhöhle ist mehr in die Breite gezogen, als in die Länge. Die Niere liegt im Hintergrunde in transversaler Stellung. Es hat wohl wenig auffallendes, daß der innere Nierenporus unmittelbar am Pericard liegt, an der schmalen Basis, eben wegen der Umlagerung, für die Plate erst eine konstruktive Ableitung versucht. Der Ureter läuft am vorderen Rande entlang, also querherüber. Am rechten Ende der Niere angekommen, biegt er unter rechtem Winkel zunächst nach hinten und dann in einer scharfen Windung nach vorn, dem Enddarm entlang. Von ihm entfernt er sich nachher wieder, etwas links, um schließlich von links her ins Pneumostom herüberzubiegen. Als primärer Ureter ist der Harnleiter zunächst eng, an der Biegungsstelle erweitert sich das Lumen auf mehr als das Doppelte.

Die Concremente sind rundlich oder meist oval und gut geschichtet. Auffällig ist auch hier das Größenverhältnis, bei der kleinen *S. oblonga* erreicht ihr Durchmesser 0,040 mm, bei der viel größeren *S. putris* nur 0,025—0,030 mm.

Sehr auffällig waren die Harnconcremente bei *Hyalimax*, keine Kugeln, sondern scharfkantige Krystalle, zum Teil Drusen, anscheinend zum rhombischen System gehörig (XXI, 10).

Die Öffnung des sekundären Ureters am Pneumostom.

Die Ausmündung des Harnleiters am Atemloch unterliegt feinen Differenzen, die schwer zu beschreiben sind. Plate läßt den geschlossenen sekundären Ureter bald allein, bald mit dem After in die Lungenhöhle ausmünden bei *Helix*-Arten, *Buliminus*, *Daudebardia*, *Vitrina*, *Hyalina*, *Zonites*, *Arion* usw., er läßt ihn mit dem After, getrennt von der Lungenhöhle, durch eine besondere Cloake in den Atemgang münden bei *Libania*, *Amalia*, *Limax*. Am schärfsten sieht man schon von außen bei *Agriolimax* diese Cloake als sichelförmige Spalte über dem Pneumostom, dem sie unmittelbar aufsitzt.

Nach Semper liegt der äußere Nierenporus in der Nähe des Afters am Lungenrande, also nach innen vom Pneumostom bei *Dryptus*, *Cochlostyla*, *Trochomorpha*, *Obbina*, *Hadra*, *Dorcasia*, *Telidomus*, *Pleurodonta*, *Mesodon*, *Eurystoma*, *Pomatia*, *Leucochroa*, *Mormus*, *Pelecychilus*, *Orthalicus*, *Placostylus*, *Achatina*, *Achatinella*, *Rhysota*, *Xesta*, *Macrochlamys*, *Zonites*, *Eurypus*, *Helicarion*. Meist aber öffnet sich der Porus dicht neben

* Simroth, Lissopode Nacktschnecken. Völtzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905. Bd. II. 1910.

dem After außerhalb vom Atemloch in eine besondere Rinne, indem von beiden Öffnungen zwei Falten eine kurze Strecke parallel am Mantelrande entlang ziehen. Bei *Rumina decollata*, *Amphidromus maculiferus* und *Mesodon albolabris* vereinigen sie sich auf eine kurze Strecke miteinander, so daß eine Cloake entsteht. In anderen Fällen bilden sich die Falten zu Klappen um, welche den Abfluß regeln und dgl. mehr.

Renopericardialgang. Calottenzellen.

Der Renopericardialgang zeigt verhältnismäßig wenig Unterschiede. Die Länge und Weite wechseln etwas. Bei *Paryphanta* ist er nach Beutler innen faltig. Die Länge wird wohl im wesentlichen durch Zufälligkeiten bestimmt. So fand ihn Plate bei *Amalia* besonders lang, weil er nicht, wie gewöhnlich, zwischen den Nierenlamellen, sondern auf dem Scheitel einer höheren Falte mündete. Doch sah ihn Semper bei *Buliminus radiatus* (XX, 10) als freien Trichter weit in die Urinkammer vorragen. Wesentlich ist die Auskleidung mit hohem Zylinderepithel, dessen wenige, aber kräftige Cilien stets nach der Niere zu gerichtet sind. Es setzt sich schärfer gegen das flache Epithel des Pericards ab als gegen das der Niere.

Wenn so die Wimpern stets mit der Stromrichtung übereinstimmen, so wird man fragen dürfen, ob die von Plate aufgefundenen Calottenzellen wirklich auch Flimmerzellen darstellen, für die sie allgemein gelten. Ihre Cilien strahlen stets radiär aus, ohne sich um die Richtung des Harnstroms zu kümmern. Sind sie nicht als starr zu betrachten? Freilich wird die Funktion unklar, wenn man nicht etwa in der Verhinderung allzu starker Stauung der Concremente ihre Aufgabe erblicken will.

Die Wimpern der Flimmerzellen entbehren übrigens nach Krahelska (l. c.) der Basalkörperchen, während solche denen der Calottenzellen zukommen.

2. Verwertung der Nierenanatomie für das System.

Die Tatsachen, welche in Sempers Arbeit zusammengestellt waren, sind von Pilsbry zu dem Versuche benutzt worden, eine systematische Gruppierung (s. S. 408) darauf zu gründen, unter Ausschaltung der Soleoliferen und Janelliden oder Tracheopulmonaten in Plates Sinne.

Die Oncidiiden würden dann kaum einen anderen Platz finden, als bei den *Orthuretra*. Man sieht ohne weiteres, daß durch solche Einteilung natürliche Gruppen auseinandergerissen werden, zum mindesten die Soleoliferen und die Elasmognathen. Aber auch die übrigen werden nur künstlich zusammengehalten. Die Arioniden fallen besser den *Klasturetra* zu als den *Sigmurethra*, und bei diesen haben wir ein fortwährendes Durcheinander von Formen mit und ohne sekundären Harnleiter. Die letzteren aber verdienen den Namen kaum, da die Hauptwindung fehlt. Dazu kommt eine ähnliche Unsicherheit bei den *Orthuretra*, die Abbiegung einer Harn-

Vasopulmonata	*Orthuretra*	Unsichere Unterableitungen	*Patulidae* *Pupidae* *? Valloniidae* *? Cochlicopidae* *Achatinellidae*
	Heteruretra	*Elasmognatha*	*Succineidae*
	Sigmuretra	*Holopoda*	*Acavidae* *Helicidae* *Bulimulidae* *Urocoptidae* s. *Cylindrellidae* *Clausiliidae* *Achatinidae*
		Agnathomorpha	*Glandinidae* *Rhytididae* *Streptaxidae* *Circinnaricidae* s. *Selenitidae*
		Agnatha	*Testacellidae*
		Aulacopoda	*Zonitidae* *Limacidae* *Endodontidae* *Arionidae* *Philomycidae.*

Man könnte das System ergänzen durch

Klasturetra	*Janellidae* *Vaginulidae.*

rinne bei *Buliminus radiatus* u. dgl. *Testacella* würde durch sekundäre Verlagerung orthuretrisch sein.

Viel wichtiger scheint aber die Tatsache, daß die Gruppen auch die Basommatophoren unter sich aufteilen würden, nämlich

Orthuretra	das Gros der Basommatophoren
Sigmuretra	*Pulmobranchia* (*Isidora*)
Klasturetra	*Ancylidae.*

Man mag also wohl die Ausdrücke orthuretrisch und sigmuretrisch gebrauchen, um die vollkommene Ausbildung einer Schnecke in dem einen oder anderen Sinne kurz zu bezeichnen, schwerlich aber im streng phylogenetischen.

Ontogenetisch scheint den verschiedenen Formen dagegen ein bestimmter Wert zuzukommen. Braun hat darauf hingewiesen, daß bei *Helix* der primäre Harnleiter entwicklungsgeschichtlich mit der Niere zusammengehört als gemeinsame Anlage. Daß der sekundäre unabhängig

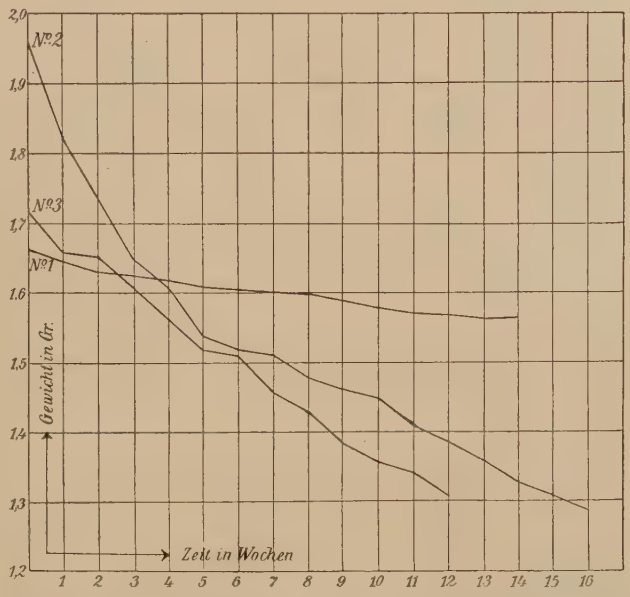
und nachträglich aus der Harnrinne entsteht, zeigt die anatomische Vergleichung. Sarasins fanden bei den Vaginulaembryonen außer der definitiven Nierenanlage (s. u.) keine Urniere mehr, und André macht darauf aufmerksam, daß die definitive Niere von *Ancylus* der embryonalen Urniere gleicht. Vermutlich haben wir daher anzunehmen, daß die Niere der *Klasturetra*, d. h. der Ancyliden, Vaginuliden und Janelliden sich nach Art einer geknickten Urniere anlegt, daß aber die Niere der *Orthuretra* und der *Sigmuretra* sich unabhängig von ihr bildet nach neuem Prinzip. Die weiteren Differenzen kämen dann auf Kosten verschieden gerichteter Lungeneinstülpung.

Das Weitere muß der Entwicklungsgeschichte überlassen werden.

3. Über das Verhalten der Niere während des Winterschlafes und Hungers im Gegensatz zum normalen.

Um die Unterschiede zwischen den Geweben normaler, hungernder und winterschlafender Schnecken zu studieren, stellte M. Krahelska (s. o.) zunächst eine Reihe von Versuchen an, welche den Gewichtsverlust während des Winterschlafs und des Hungers bestimmen sollten. Von einem eigentlichen Winterschlaf kann keine Rede sein; denn wenn auch die eingedeckelten Tiere extrem hohe und niedrige Temperaturen ertragen, so richtet sich doch die Frequenz der Herzschläge nach der Wärme, histologische und regenerative Vorgänge erleiden keine Unterbrechung. Im Winterschlaf wurden *Leucochroa caudidissima*, *Helix pomatia*, *arbustorum* und *fruticum* untersucht, und zwar von der Weinbergschnecke halbwüchsige und erwachsene Tiere gesondert. Die Gewichts-

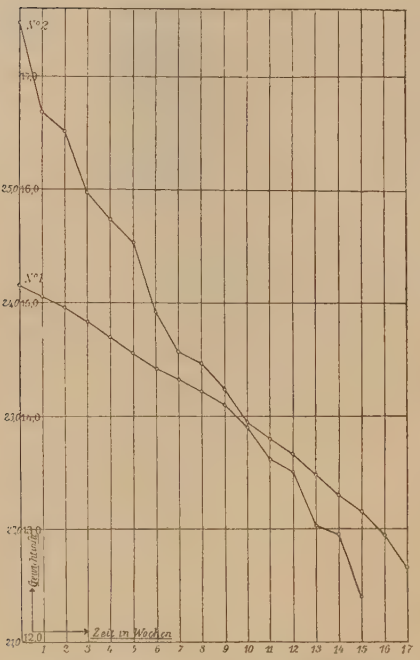
Fig. 136.



Gewichtsabnahme während der Winterruhe. Nr. 1 *Leucochroa candidissima*. Nr. 2 *Eulota fruticum*. Nr. 3 *Arianta arbustorum*. Nach M. Krahelska.

abnahme ist auffallend gering bei der mediterranen *Leucochroa*, die, in Katalonien gesammelt, offenbar an ungünstige Zeiten besonders angepaßt ist. Der Verlust betrug bei ihr kaum 6%, während er sich bei *Eulota fruticum* auf 36% steigerte (Textfig. 136). Hunger mit Trocknis hatte eine weit schnellere Gewichtsabnahme zur Folge als der Winterschlaf. Die Folge des Hungers ohne Wasserentziehung scheint noch niemand untersucht zu haben. Daß unsere gemeinen *Helix* bei Trockenhunger einen Gewichtsverlust bis zu 50% ohne Schaden ertragen, bewies Sarbazès.* Dabei ergab sich eine wichtige Differenz (Textfig. 137). Im Winterschlaf war die Abnahme während der ersten Hälfte gleichmäßig, gegen das Erwachen dagegen wurde sie unregelmäßig periodisch. Umgekehrt war sie beim Trockenschlaf anfangs mit periodischem Wechsel verbunden, nachher wurde sie gleichmäßig, so daß allmählich ein Zustand eintrat, der dem normalen Winterschlaf ähnelte. Die Gewichtsabnahme war bei erwachsenen Weinbergschnecken von mehr als 20 g Körpergewicht im Winterschlaf nur halb so groß als bei jüngeren, umgekehrt verhielten sich die Tiere bei der Karenz, wenn auch in engeren Grenzen. Bei Tieren, die kurz vor der Zeit des normalen Erwachens starben, war die Gewichtsabnahme gegen das Ende der Winterruhe rapid. Das verschiedene Verhalten der Arten hängt wahrscheinlich mit der Anpassung an verschiedene Feuchtigkeitsgrade zusammen, doch stehen die wichtigen Experimente, inwieweit der Gewichtsverlust auf Abnahme des Wassergehaltes, inwieweit er auf Verminderung der Trockensubstanz beruht, leider noch aus. Dagegen wurde bewiesen, daß dem verschiedenen Verhalten bei Winterschlaf und Karenz ein entsprechendes Verhalten in Nierenveränderungen gegenübersteht.

Fig. 137.



Gewichtsabnahme der Weinbergschnecke. Nr. 1 während der Winterruhe. Nr. 2 während des Hungers. Nach M. Krabelska.

Die normale Niere besitzt nur eine Art von zylindrischen Nephrocyten, die höchstens auf der freien Kante der Lamellen größer werden.

* J. Sarbazès, Perte de poids considérable subie par diverses espèces du genre *Helix* mises à jeuner. Act. Soc. Linn. Bordeaux LVII.

Sie stehen auf einer homogenen Basalmembran. Die chromatinarmen, mit einem oder zwei Nucleolen ausgestatteten Kerne liegen basal. Junge Zellen haben einen freien homogenen Schutzsaum. Excretkörnchen und -tröpfchen treten zuerst im Protoplasma auf, die ersteren in doppelter Form, als gelbe nicht tingierbare, und als blasse, die sich leicht färben lassen. Die gelben werden im basalen Plasma selbst umgearbeitet, denn in der allmählich entstehenden terminalen Vacuole findet man nur die blassen, vielleicht mit einem gelben Saum. Durch Verschmelzung entstehen zunächst strukturlose Körperchen, die nachher krystallin werden, mit konzentrischer Schichtung und Strahlung um ein zentrales Korn. Die Art der Excretion wechselt nach der Natur, Konsistenz und Menge der Produkte, die dem Druck unterliegen. Feine Tröpfchen treten aus der Vacuole bei jungen Zellen durch den erwähnten hellen Saum, oder die Vacuole wird vesiculär ausgestoßen, ganz oder zum Teil, mit Flüssigkeit oder Concrementen ausgefüllt, mit feiner Plasmaschicht, oder reichliche feste Concremente endlich werden durch Defäcation entleert. Holokrine Ausstoßung ganzer Nephrocyten wurde bei Pulmonaten gar nicht beobachtet oder doch nur infolge von Degeneration, nicht als Drüsenentleerung.

Das perinephridiale Parenchym verbindet die Niere mit den Nachbarorganen und erfüllt die in ihr vorspringenden Falten. Es verschwindet zwischen der Niere und dem primären Ureter so weit, daß bisweilen selbst die Basalmembranen fortfallen. Das Parenchym zeigt die verschiedensten Elemente, nämlich:

hämolymphatische Lacunen, besonders in den Faltenscheiteln und in der Umgebung des primären Harnleiters — mit zwei Leucocytenformen, d. h. kleinen runden jugendlichen Zellen und typischen Amöbocyten, die aus jenen hervorgehen,

ein strukturloses Geflecht von Bindegewebsfasern und retikulären Zellen,

Pigmentzellen,

Leydigsche Bläschen,

Kugelzellen und

cystenförmige oder mucoide Zellen, die oft Mucin enthalten.

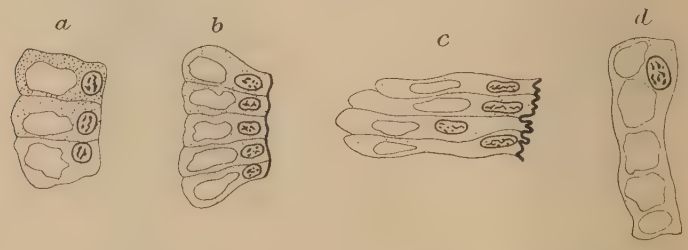
Die letzteren vier Formen werden auch als einzellige Parenchymdrüsen zusammengefaßt, die wahrscheinlich aus derselben Grundform hervorgehen; der Übergang von großen runden Leucocyten ist ziemlich sicher nachzuweisen. Wir kommen auf diese Dinge zurück (s. u.).

Soweit die normale Drüse.

Während der Winterruhe zeigt nun die Niere starke excretorische und gewebsbildende Fähigkeit, sie wird zum Excretspeicher. Die Lamellen wachsen, spalten sich und bilden Anastomosen, so gut wie beim gewöhnlichen Wachstum (vgl. o. *Siphonaria*). Die Entleerung des Excretes geht weiter, der Harn häuft sich in der Niere. Die Vacuolen der Nephrocyten

sind mit Concrementen erfüllt, die sich in krystalline umbilden. Das Protoplasma und der Nucleus nehmen eine für Stadien intensiver Tätigkeit charakteristische Struktur an, das im Herbst feinkörnige Cytoplasma wird immer mehr faserig, die körnchenförmige Anordnung des Chromatins netzartig. Die Basalmembran kräuselt sich und vergrößert die Kontaktfläche zwischen Nephrocyten und Blutlacunen. Aber die Zufuhr erfolgt nicht nur durch Osmose, sondern Amöbocyten wandern unmittelbar diapedetisch in die Epithelzellen ein, wo sie degenerieren. Die Nephrocyten entwickeln sich zu Excretbehältern, indem der Zelleib durch eine Reihe sukzessiv sich bildender Vacuolen sich in die Länge streckt, die Zellgrenzen verschwinden und aus dem regelmäßig einschichtigen Epithel ein unregelmäßiges Syncytium wird. Die Epithelien, die für die neugebildeten Faltenflächen nötig werden, entstehen nicht aus den vorhandenen Nephro-

Fig. 138.



Nephrocyten von *Arianta arbustorum*. *a* und *b* normal. *c* während der Winterruhe. *d* nach vier Monate langem Hungern. Nach M. Krahelska.

cyten, an denen keine Teilung vorkommt, sie stammen vielmehr aus dem Parenchym, aus rundlichen Kernen mit oft dürftiger Plasmahülle (XXI, 7—9). Sie werden auf Leucocyten zurückgeführt, die sich bald ebenmäßig mitotisch, bald durch unregelmäßige Fragmentierung vermehren. Die Kerne wandern in Syncytien ein, die teils parenchymatösen, teils epithelischen Ursprungs sein können und werden so zu Bildungsherden neuer Nephrocyten. Auch an alten Flächen treten sie auf an Stellen, wo lokale Degeneration des Epithels statt hatte.

Hier scheint der Hinweis am Platze, wie sehr die Angaben von der Beteiligung der Leucocyten an der Epithelbildung in der Niere mit denen von der Darmregeneration (s. o.) übereinstimmen.

Während des Hungers endlich verhält sich die Niere ganz anders. Die Excretion dauert zwar auch dann fort, und die Niere wird, da die Harnentleerung unterbleibt, zu einem Speicher. Aber es findet keine Anpassung an die erhöhte Tätigkeit durch Neubildung statt. Die Vacuolen werden enorm, während das Protoplasma schrumpft und der Kern infolge pyknotischer Degeneration chromatinreicher erscheint. Er kann schließlich in einzelne Inseln zerfallen. Doch zeigen selbst die Fragmente noch die

funktionelle Beziehung zur Abscheidung, denn in der Nachbarschaft der Inseln liegen die braunen Excretkörnchen (s. o.). Die Vacuolen schließen typische krystalline Concretionen ein. Die schrumpfenden Nephrocyten büßen auch hier ihre Zellgrenzen ein, aber das Syncytium umfaßt nicht nur sie, sondern zugleich die Elemente des geschrumpften Parenchyms.

4. Excretion und Excretionsprodukte der Niere.

Als Nierenexcret kommen natürlich in erster Linie die Concremente in Betracht, dazu aber wohl allerlei andere Stoffe, Wasser, Salzlösungen, die Abscheidung der Drüsenzellen im Kopf des primären Harnleiters (s. o.), vielleicht auch Blutkörperchen.

Daß die Entleerung bei den Janelliden stoßweise erfolgt, zeigte Hedley (s. o.). Daß sie im Hunger und Winterschlaf ganz unterbleibt, wurde erwähnt (s. o.). Cuénot aber machte darauf aufmerksam, daß bei unseren gemeinen Stylommatophoren die Ausstoßung der festen Concremente überhaupt nur in längeren Pausen von Wochen und Monaten geschieht (750—754). Man findet dann den weißlichen oder gelblichen Klumpen meist neben den Faeces. Dieser Beobachtung steht gegenüber die viel häufigere, namentlich auf Reiz erfolgende Entleerung einer wässerigen, bei *Arion* bläulich milchweißen Flüssigkeit, die sich vielfach in die Rückenfurchen ergießt und vielleicht zur Befeuchtung der Haut dient. Es findet also sicherlich auch noch eine Filtration von Flüssigkeiten statt, wie sie durch Behme für die Niere von *Limnaea* festgestellt ist (s. o.). Wie sich die Nephrocyten verhalten, bleibt vielfach unklar; das geht aus den verschiedenen oben gemeldeten Befunden hervor, wo innerhalb einer Gruppe oft genug die Concremente bei einzelnen Arten oder Individuen vermißt wurden (s. Vaginuliden, Arioniden u. a.). Wir wissen nicht, ob hier die Nahrung oder wechselnde Perioden in Frage kommen. Ebenso unsicher ist der Ort, wo die flüssigen Excrete gebildet wurden. Pericardialdrüse und Pericard, Niere, Harnleiter können einzeln oder zusammen wirken. Endlich fragt es sich, ob innerhalb der Ausleitungswege wieder Resorptionen eintreten können, wie ich sie mehrfach vermutet habe. Girod machte positive Angaben für die Weinbergschnecke, bei der er die Niere als „glande urique“ dem Harnleiter als „glande alcaline“ gegenüberstellt 792—793. Denn in ihm sollen die Drüsenzellen des Nierenkopfes ein Natriumsalz abscheiden, dessen Säure noch nicht festgestellt ist. In Berührung mit diesen Zellen soll sich die Harnsäure der Concremente auflösen, so daß sie nachher im weiteren Ureterverlaufe korrodiert oder ganz auf ihre organische Grundlage reduziert erscheinen. Cuénot suchte diese Angaben durch den Hinweis auf die gelegentliche Harnentleerung zu entkräften (l. c.), doch ohne eingehenden histologischen Beweis. Denn es kann weder die Tatsache genügen, daß gelegentliche Ausstoßung nachgewiesen wird, noch die neutrale Reaktion des gewöhnlichen Ureterepithels.

Die Harnconcremente

selbst sind weder nach ihrer Form, noch nach ihrer chemischen Zusammensetzung gleichmäßig.

Die verschiedenen, rundlichen, ovalen, drusig verwachsenen Formen s. o. Wenn sie aus einer organischen Grundlage bestehen, auf und in die sich die Excrete ablagern, um nachträglich sich krystallin umzuwandeln, so dürfte die Grundlage fehlen bei den Harnkörperchen von *Hyalimax*, wo sie vermutlich gleich als ausgebildete Krystalle erzeugt werden (s. o.). Der verschiedene Aufbau folgt schon aus ihrer verschiedenen Tingierbarkeit (Beispiele s. o.), ebenso aus einer zufälligen Beobachtung Sempers, wonach die Concretionen von *Helix lactea* meist bis auf die organische Grundlage aufgelöst, die von *Rumina decollata* aber, welche mit ihr eine Reihe von Jahren in demselben Glas in Alkohol aufbewahrt wurde, intakt geblieben waren. Dazu die Abscheidung verschiedener Konkremente und deren gegenseitige Überführung innerhalb derselben Nephrocyten (Krahelska). Als Stickstoffverbindungen kommen wohl in Frage: Harnsäure, zunächst von Cuénot zugunsten eines xanthialen Leucomains, vermutlich Guanin, geleugnet, später zugegeben, — Guanin, reine Harnsäure oder Urate — Xanthin,* kurz verschiedene Purinverbindungen. Bei *Helix pomatia* und *hortensis* kann nach Krukenberg und Ewald Guanin nicht nur neben der Harnsäure auftreten, sondern sie sogar gänzlich verdrängen.

Cuénot sah die stets sauer reagierenden Nephrocyten gelegentlich injizierte Farbstoffe (Methylgrün) absorbieren, die in der Regel von der Niere derselben Schnecke verschmäht werden.

Die wechselnde Größe der Concretionen hat am genauesten Behme gemessen. Einiges ist schon ausgeführt. Die Succineen bilden ein Beispiel dafür, daß unter sonst gleichen Umständen die Körperchen bei Trocknis an Umfang zunehmen. Ähnliches meldet Cuénot wenigstens für die Vacuole, die trocken gehaltenen Tieren ganz fehlen kann, so daß das Concrement unmittelbar im Cytoplasma zu stecken scheint, nach Verabreichung von Wasser aber auftritt, ein Fall, der für Wasserschnecken ausgeschlossen ist.

Leucocyten

werden, wenn sie im Harn angetroffen werden, meist auf zufällige Verletzung bei der Eröffnung der Schnecke geschoben. Krahelskas Angaben über die Einwanderung der Blutzellen ins Nierenepithel machen es wahrscheinlich, daß sie auch durch dasselbe treten und mit dem Urin nach außen gelangen können.

---

* Biel (Ein Beitrag zur Physiologie der Niere, Pflügers Arch. f. Physiol. XLVII 1890) gibt *Xanthin* für *Arion* an.

5. Blutversorgung der Niere.

Die Niere scheint ihr Blut auf verschiedenen Wegen empfangen zu können, teils durch eine besondere Arterie, teils aus dem venösen Blute, das der Lunge zuströmt, durch die Einschaltung eines Pfortaderkreislaufs, teils, was kaum davon verschieden ist, durch das Kiemenblut bei Siphonaria. Das Einzelne s. unter Kreislauf.

c) Andere Excretions- und Speicherorgane.

Die Haut als Schleim, die Niere als Harn abscheidendes Organ scheinen nicht die einzigen Körperteile zu sein, welche die Entfernung überflüssiger Stoffe aus dem Organismus leisten mögen. Um experimentell festzustellen, welche Stellen in diesem Sinne in Betracht kommen, hat Cuénot Versuche gemacht mit einer langen Reihe von Farbstoffen, die, in den Körper meist durch Injektion eingefügt, ihre nachherige Lokalisation leicht verfolgen ließen. Obwohl nicht in den Rahmen normaler Vorgänge passend und auch biologisch wertlos, können sie doch auf allerlei Beobachtungen am normalen Körper Licht werfen. Cuénot experimentierte mit *Helix*, *Succinea*, *Arion*, *Limax*, *Limnaea* und *Planorbis*. Außer der Niere fand er noch drei verschiedene Excretionsorgane, nämlich die Leber, den Ausführungsgang der Fußdrüse und die Leydigschen Zellen des Bindegewebes.

Die Leber.

Nach Cuénot sind es nicht die Leberzellen, die Biedermann und Moritz als Resorptionszellen auffassen (s. o.), sondern die Secretzellen, in denen Farbstoffe aufgespeichert werden, und zwar sollen zwei verschiedene Formen da sein, die Fermentzellen autt., schwach sauer, nehmen carminsaures Ammonium auf, die kleineren „cyanophilen"-Zellen mehr die dem Grün benachbarten Pigmente. Die Abgabe nach außen erfolgt, wie bei den anderen Organen, nur ganz allmählich, je nach der Lebhaftigkeit der sonstigen Lebensäußerungen, im Laufe mindestens einer Woche, indem die Zellen abgestoßen und durch den Darm entleert werden. Weiter in den Körper werden die hier einmal aufgespeicherten Stoffe nicht eingeführt.

Cuénot meint, daß darauf die Giftfestigkeit der Schnecken gegen Pflanzenalkaloide beruhen möge. Das Gift von Digitalis, Aconitum und Solanaceen mag wohl in diesen Zellen festgehalten und allmählich wieder ausgeschaltet werden.

Die Fußdrüse.

Nur die beiden Nacktschnecken hielten saures Fuchsin im Epithel der Decke des Fußdrüßenganges, und zwar bei *Limax* nur in dessen hinterem Drittel fest.

Die Leydigschen Zellen.

Eine frühere Annahme, daß die Leydigschen Bindegewebszellen phagocytär wären, hat Cuénot später zurückgenommen. Sie sind Speicher-

organe, welche gelöste, und zwar nur nichtalbuminoide Stoffe durch Osmose aufnehmen. Sie bemächtigen sich solcher Substanzen, welche durch Leber und Niere nicht eliminiert werden. Gealtert werden sie oft durch Phagocytose von den Leucocyten abgebaut. Ihre Speicherstoffe werden vielfach in den normalen Kreislauf wieder eingeführt und nach Bedarf verbraucht. Cuénot will drei spezielle Differenzierungen unterscheiden,

Leydigsche Zellen, die Glykogen speichern, besonders in der Umgebung der Leber,

kleinere, deren Protoplasma stark vacuolisiert ist, mit kleinen blassen oder gelblichen Granulis, und

solche mit Kalkconcretionen.

Die zweite und dritte Sorte, besonders im Integument und an der Lunge verbreitet, nehmen auch Lackmus auf.

Hierher gehören alle die Parenchymdrüsen, die vorhin aus der Umgebung der Niere aufgeführt wurden. Namentlich die mucoiden und Kugelzellen scheinen hier wichtig. Sie enthalten wenig Protoplasma, dagegen zahlreiche zarte Granula (XXI, 11). Semper hielt sie für Fettzellen. Sie entsprechen den Mastzellen der Wirbeltiere. Nach Kollmann* und Krahelska sind sie vor der Winterruhe weit zahlreicher als nachher Sie gehören zu den Organen, welche zu Zeiten des Überflusses speichern für späteren Gebrauch.

Hierher gehört offenbar eine lange Reihe von Erscheinungen, von denen einiges angeführt sein möge.

v. Ihering beschrieb bei *Arion* ein Harnconcrement im Bindegewebe. Bei *Vaginula* mit wenig Harnconcrementen in der Niere fand ich solche zerstreut im Mesenchym. Bei *V. Hedleyi* glaubte ich, dieselben bräunlichen Concretionen, wie sie für die Nephrocyten charakteristisch sind, im Pigment der Haut wiederzuerkennen. Harnsäure oder Guanin liegt oft in dicken weißen Klumpen unter dem Epithel des Körpers bei Urocycliden, die ganz weiß erscheinen können, mit Ausnahme der Sohle. Dafür, daß solche Stickstoffprodukte zu bestimmten Zeiten an anderer Stelle wieder gebraucht werden können, spricht die Ablagerung im Penis von Oncidien nach Joyeux-Laffuie und Plate, dasselbe gilt aber vom Kalk in den Genitalorganen, namentlich in den Liebespfeilen, dazu die innere Schalenresorption bei Auriculiden und der stark wechselnde Kalkgehalt im Mesenchym auf der Innenseite der Körperwände von *Limax arborum*, in den Gefäßwänden von *Arion* u. dgl. Nur die derben Kalkconcretionen im Bindegewebe von Haut und Lunge der Basommatophoren (s. o.) scheinen unverändert zu bleiben. Dagegen gehören hierher vermutlich die Pigmente, die in ihrer chemischen Zusammensetzung so verschieden zu sein scheinen, wie die Nierenconcretionen. Will doch André auf Grund chemischer

* M. Kollmann, Recherches sur les leucocytes et la tissue lymphoïde d'Invertébrés. Ann. d. sc. nat. (Zool.). 9te Sér. VIII. 1908.

Erklärung von Tafel XX.

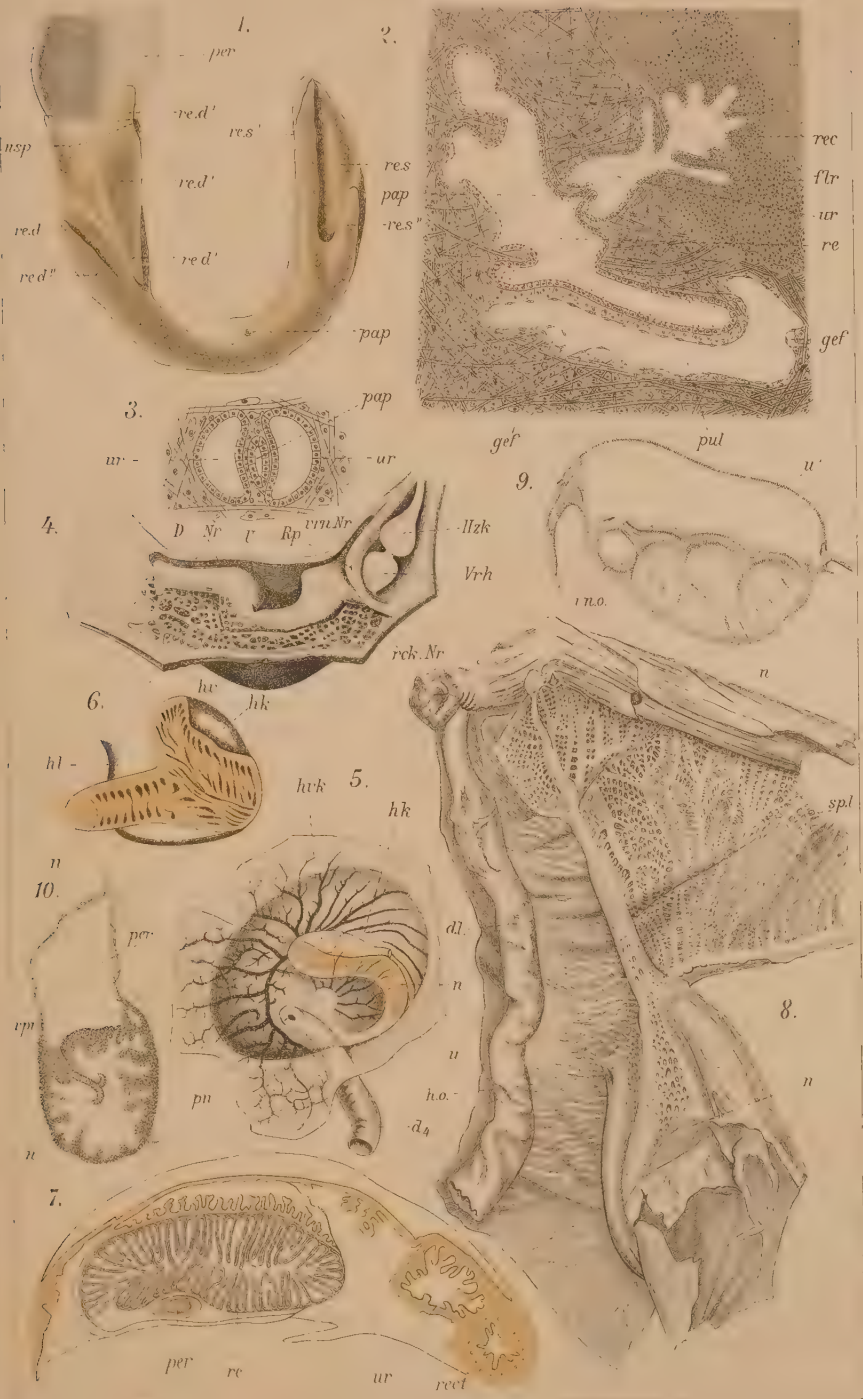
Excretionsorgane: Morphologie.

Fig.

1—3 *Oncidiella juan-fernandeziana:*

1. Niere und Pericard, von unten gesehen. *nsp* Renopericardialgang. *pap* innerer Nierenporus. *per* Pericard. *re d* rechte, *re s* linke Nierenhälfte. *re d'*, *re d''*, *re s'*, *re s''* deren vordere und hintere ventrale Wülste.
2. Der Ureter im Querschnitt. *fl r* Flimmerrinne. *gef* Blutgefäß. *pap* innerer Nierenporus. *pul* Lunge. *re* Niere. *rec* Enddarm. *ur* Ureter.
3. Ureter und Nierenpapille im Querschnitt, senkrecht zum vorigen. *pap* innerer Nierenporus. *ur* seitliche Taschen des Ureters.
4. *Oncidium fungiforme* Stantsch. Die von der Dorsalseite geöffnete Lunge mit der Niere. *D* Diaphragma. *Hzk* Herzkammer. *Nr* Niere. *rckNr* und *vrnNr* rückläufiger und vorläufiger Schenkel der Niere. *Rp* Renopericardialgang. *U* verdickter Teil der Niere, wo der Ureter beginnt. *Vrh* Vorhof des Herzens.
5. Mantelorgane von *Trigonochlamys imitatrix Bttg.*, von unten. Das den Lungenboden bildende Diaphragma ist zerschnitten und auseinandergelegt. d_4 Enddarm. *hk* Herzkammer. *hvk* Herzvorkammer. *n* Niere. *pn* Pneumostom. *u* Ureter mit endständiger Erweiterung.
6. Niere von *Amalia* von unten. *hk* Herzkammer. *hl* Harnleiter. *hv* Herzvorkammer. *n* Niere.
7. Querschnitt durch die Mantelorgane von *Paralimax*, von hinten gesehen. *per* Pericard. *re* Niere. *rec* Enddarm. *ur* Ureter.
8. *Borus maximus.* Niere und Lunge. *dl* Darmlunge. *ho* Nierenöffnung. *n* Niere. *sp l* Spindellunge.
9. *Orthalicus phlogerus.* Schnitt durch die Niere. *i.n.o.* innerer Nierenporus. *n* Niere. *u''* primärer Ureter.
10. *Buliminus radiatus.* Durchschnitt durch die Niere. *n* Niere. *per* Pericard. *rpr* Renopericardialgang mit trichterförmiger Mündung in die Niere.

Fig. 1—3 nach v. Wissel. 4 nach Stantschinsky. 5 und 6 nach Simroth. 7 nach Täuber. 8—10 nach Semper.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXI.

Excretionsorgane: Histologie.

Fig.

1. Normale Nephrocyten von *Helix (Arianta) arbustorum.*
2. Nierenepithel von *Limnaea stagnalis. exkrva* Vacuolen. *hker* Harnconcrement. *n* Nucleus.
3. Nierenepithel von *Helix arbustorum* in der Winterruhe. *ab* Amoebocyten.
4. *Arion empiricorum.* Epithel des primären Ureters von der Fläche gesehen.
5. *Aneitella Berghi.* Ureterepithel von der Fläche gesehen. *kz* Calottenzellen.

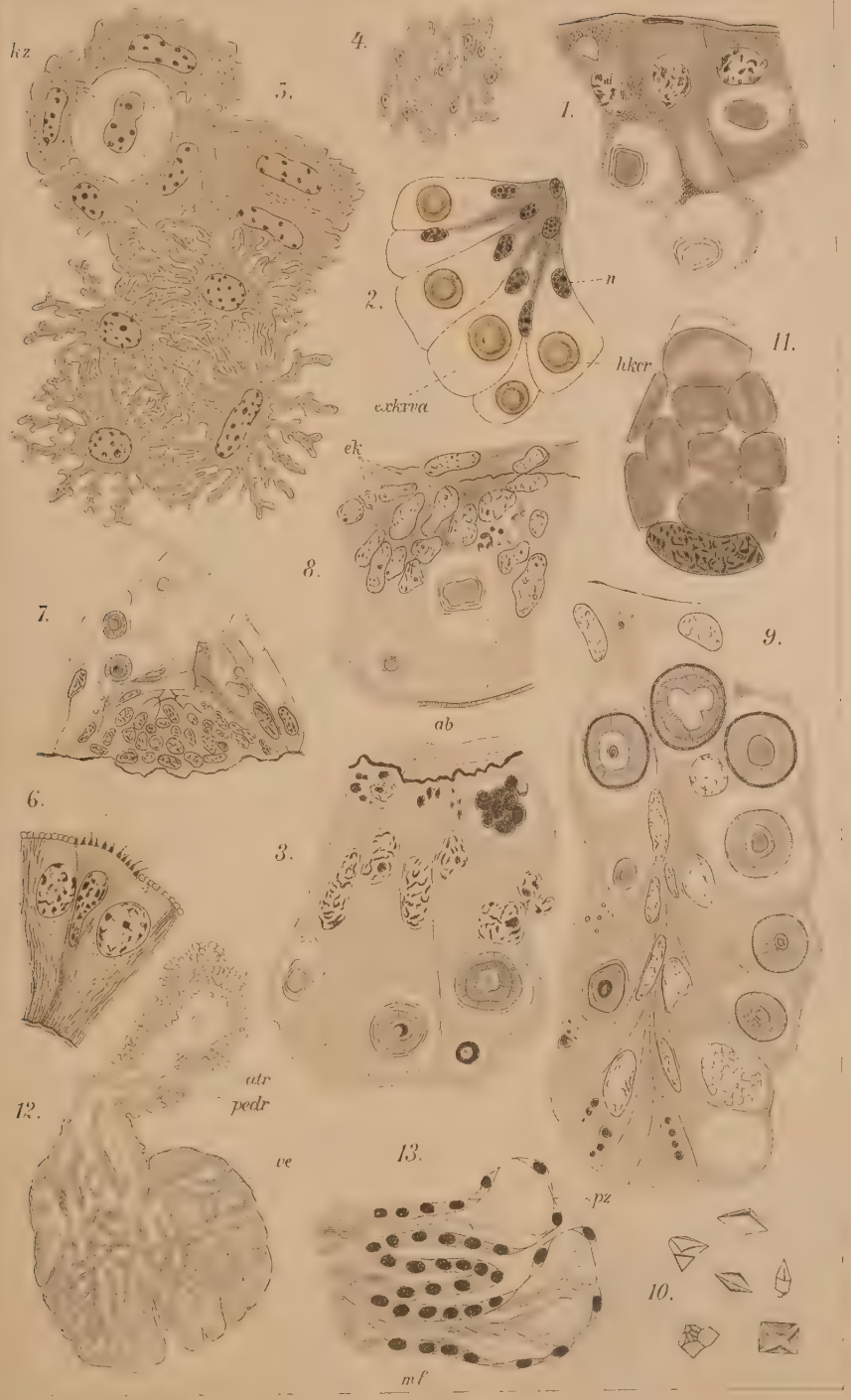
6—9. *Helix arbustorum.*

6. Epithel aus dem Ureter. Eine Calottenzelle zwischen zwei gewöhnlichen Epithelzellen.

7—9. Weiterbildung der Niere während der Winterruhe.

7. Bildungsknospe in der peripherischen Schicht des Nierenepithels.
8. Bildungsknospe, in deren Innerem die Ausscheidung begonnen hat. *ek* Ersatzkerne.
9. Einwanderung von Kernen aus der axialen Blutlacune einer Falte in deren epithelialen Überzug.
10. Harnconcremente von *Hyalimax.*
11. Kugelzelle (Mastzelle) aus dem Bindegewebe einer Nierenfalte von *Helix arbustorum.*
12. und 13. *Limnaea stagnalis.*
12. Querschnitt durch das Herz. *atr* Atrium. *pedr* Pericardialdrüse. *re* Niere.
13. Einzelne Zotten der Pericardialdrüse, stärker vergr. *mf* Muskelfasern. *px* Epithel der freien Enden.

Fig. 1, 3, 6, 7, 8, 9, 11 nach Krahelska. 2, 12, 13 nach Rolle. 4, 5 nach Plate. 10 nach Simroth.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig

Untersuchung den schwarzen Farbstoff der Limnaeen als Melain vom verbreiteten Melanin unterscheiden. Hier stehen wir wohl erst am Anfang der Erkenntnis.

Schließlich gehört in diese Reihe noch die Tatsache, daß eine Schnecke aufgenommene Lösungen mit dem Schleim durch die ganze Haut auszuscheiden vermag, wie Nalepa und Cuénot beobachteten. Eine *Limnaea*, die man in gefärbtes Wasser bringt, das sie mit den geweideten Algen in den Darm aufnimmt, scheidet nachher eine Zeitlang entsprechend gefärbten Schleim ab.

VI. Atmung und Kreislauf.

Der Gesamtüberblick über die Respiration und die Respirationswerkzeuge der Pulmonaten ergibt ein wesentlich anderes Bild als das mit dem Namen der Ordnung verknüpfte. Auf der einen Seite erscheint die Lunge als eine Einstülpung, die ontogenetisch selbst der Bildung der Mantelhöhle vorhergeht, auf der anderen wird behauptet, daß den ursprünglichsten Formen, in dem Sinne, wie ich sie nehmen zu sollen glaube, den Vaginuliden nämlich, ein lokalisiertes Atemwerkzeug überhaupt fehle. Dazu kommen die Ancyliden, die gleichfalls der Lungenhöhle entbehren. Bei ihnen findet sich wenigstens ein Rest besonderer Lokalisation im Zusammenhang mit einem Osphradium. Er schlägt wiederum die Brücke zu sekundären Kiemenbildungen. Sie knüpfen in mancherlei Weise an die Umlagerung des Pneumostoms an, von dem sie selbst in die Atemhöhle hinein sich erstrecken können. Nur in dem Punkte scheint unter den Autoren Einigkeit zu herrschen, daß diese verschiedenen Kiemen mit einem altererbten Ctenidium nichts zu tun haben, sondern als adaptive Erwerbungen zu betrachten sind. Solche adaptive Kiemenbildungen treten aber auch an anderen Stellen auf, und zwar immer, wie es scheint, im Gebiete des Mantels, bald über die ganze Fläche zerstreut, wie bei den Oncidien, bald auf seinen Rand beschränkt, bei Basommatophoren. Wie weit das gesamte nackte Integument sich an der Respiration beteiligt, läßt sich noch schwer beurteilen; hier und da scheinen verbreiterte Tentakel durch ihre Vascularisierung dazu vorwiegend disponiert. Nimmt man noch dazu die Unsicherheit, inwieweit die Lungenhöhle der Pulmonaten der Kiemenhöhle der Prosobranchien homolog zu setzen sei, so ergibt sich ein buntes Bild, dessen einzelne Elemente zerstreut genug sind.

Es versteht sich von selbst, daß die Beurteilung des Kreislaufs, namentlich der Entstehung des Zentralorganes, von der verschiedenen Auffassung der Atemwerkzeuge beeinflußt werden muß. Doch scheinen die praktischen Folgen für die Darstellung nur gering. Es kommen höchstens lokale Verschiebungen des Herzens in Frage, die mit solchen der Lunge parallel gehen.

Historisch haben sich die Verschiedenheiten der Respirationsorgane in mancherlei Richtung bemerklich gemacht. Zunächst waren sie es hauptsächlich, welche die Abgrenzung der Ordnung namentlich den Opisthobranchien gegenüber erschwerten, denen bald halophile Basommatophoren, bald die Oncidiiden zugerechnet wurden. Dann kam der heftige Streit, der durch v. Ihering entfacht wurde, als er die Branchiopneusten von den Nephropneusten scheiden wollte, in der Meinung, die Atemhöhle der Basommatophoren entspräche der Kiemenhöhle der Prosobranchien, die der Stylommatophoren sei aus einer Erweiterung des Harnleiters hervorgegangen (s. o.). Diese Streitfragen können wohl jetzt als erledigt gelten. In der dritten, die auf Plate zugückgeht und die Janelliden als Tracheopulmonaten allen übrigen als Vasopulmonaten gegenüberstellen will, habe ich wohl bisher allein mich in ablehnendem Sinne aussprechen zu sollen geglaubt.

a. Die Atmungsorgane.

Man kann die Respirationsorgane schlechthin in die der einen Mantelseite, also der typischen Atemhöhle, in die des gesamten Mandelrandes, in die der Mantelfläche und in die vom Mantel unabhängigen zerlegen. Das ergäbe vier Kategorien, wenn man nicht etwa die hypothetische Enddarmatmung vereinzelter Vaginuliden als eine fünfte dazu nehmen wollte. Von dieser anatomischen Einteilung ist die physiologische, die zwischen Wasser- und Luftatmung unterscheidet, unabhängig. Sie kreuzt jene mehrfach und fällt nur zum Teil mit ihr zusammen, letzteres insofern, als alle jene Atemflächen, die auf Erweiterung des Integumentes nach außen beruhen, lediglich der Wasseratmung dienen. Einstülpungen dagegen, vorwiegend zur Entnahme des Sauerstoffs aus der Luft bestimmt, können doch vereinzelt auch allein im Wasser funktionieren, während sie in anderen ebenso vereinzelten Fällen in beiden Medien sich zu betätigen vermögen. Dasselbe gilt vermutlich auch von äußeren Hautflächen.

Eine andere physiologische Scheidung, die der Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäureabgabe, ist bisher wohl noch völlig unberücksichtigt geblieben, daher sie auch bei der Einteilung der Atemwerkzeuge zunächst außer Betracht bleiben mag.

Alle diese Bemerkungen gelten nur für die Atemwerkzeuge der Schnecke, die das Ei verlassen hat. Der Embryo hat dazu noch zwei ganz abhängige Organe, die bei ihm allein die Respiration zu übernehmen scheinen, die Kopf- und Schwanzblase oder Podocyste (s. u. Entwicklungsgeschichte).

Am einfachsten ist wohl die Gliederung nach rein anatomischen Merkmalen, unter sekundärer Berücksichtigung der physiologisch-biologischen.

1. Die Atemhöhle.

Es scheint schwierig, für die Lungenhöhle eine einheitliche und eindeutige Definition zu geben. Der wesentliche Unterschied gegenüber der Kiemenhöhle der Proso- und Opisthobranchien liegt im Pneumostom, d. h. in dem durch einen Sphinkter verschließbaren Atemloch. Es stellt eine Neuerwerbung dar, die in der Ontogenie ziemlich spät beim Embryo auftritt. P. Heyder (l. c.) hat seiner Entstehung besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Es bedeutet bei *Arion* keineswegs die Trennung einer vorher einheitlichen Höhle unter dem rechten Mantelrande in zwei besondere Räume, die vordere Mantel- und die hintere Lungenhöhle; sondern beide sind bereits vorher da und beruhen auf selbständigen Einstülpungen, so zwar, daß die Lungenhöhle zeitlich das primäre Organ ist. Die Erhebung der Pneumostomfalte bedeutet hier weiter nichts als den schärferen Abschluß der schon vorher selbständigen Lungenhöhle und den engeren Zusammenschluß der vorher etwas mehr auseinandergezogenen Leibesöffnungen, des Afters und Nierenporus nämlich. Man hätte danach drei ontogenetische Ereignisse auseinander zu halten in der zeitlichen Folge, nämlich daß zunächst die Lungenhöhle, dann die Mantelhöhle sich einstülpt, und zuletzt die Pneumostomfalte sich erhebt.

Jeder dieser Vorgänge scheint zu beträchtlichen Abweichungen befähigt, die etwa in folgenden, weiterhin zu untersuchenden Momenten sich äußern:

a. Die Lungeneinstülpung wechselt erheblich in ihrer vorderen Abgrenzung und in der Richtung, die sie nach innen einschlägt. Die Abgrenzung wird vermutlich bedingt durch das dritte Moment, d. h. die Pneumostomfalte (s. u.). Die verschiedene Richtung wird erzeugt durch die Unterschiede der Lagebeziehungen zwischen Lunge und Niere, auch wohl zwischen Lunge und Pericard.

b. die Mantelhöhle ist bei Chiline, wo ein Pneumostomverschluß fehlt, gleich der Mantelhöhle + Lungenhöhle, bei den normalen Stylommatophoren bedeutet sie den Spaltraum unter dem Mantelrande neben und vor dem Pneumostom, auf dessen Seite er, im allgemeinen rechts, tiefer ist als auf der anderen Körperhälfte. Bei den Ancyliden bedeutet diese flache Einsenkung, soweit sie überhaupt da ist, die ganze Atemhöhle schlechthin, die sich bei Formen, wie *Protancylus* und *Miratesta* stärker vertieft.

c. Der Wechsel des Pneumostoms, bald mehr nach außen, bald mehr nach innen angelegt, beim erwachsenen Tier im ausgestreckten Zustand, dann regelrecht in der äußersten Körperbegrenzung, bedingt zunächst die verschiedene Lage von After und Nierenporus, die bald getrennt noch innerhalb der Lunge sich öffnen, bald getrennt oder zu einer Cloake vereinigt entweder gerade im Pneumostom oder in dessen unmittelbarer Nachbarschaft außen münden, Dinge, die in den vorigen Kapiteln be-

sprochen sind. Seinen schärfsten Ausdruck aber findet er wohl in der verschiedenen Lage des Osphradiums, das bei *Testacella* als Sinnesleiste im Hintergrund der Lunge, bei den Basommatophoren als Lacazesches Organ in ihrem äußeren Ende unmittelbar hinter dem Atemloch, bei den Limaciden und Urocycliden aber wieder als Sinnesleiste außerhalb der Lunge in der Mantelhöhle unter der Mantelkappe seinen Sitz hat, besonders deutlich bei *Parmacella*, wie früher geschildert. Es liegt wohl nahe, die Lage des Osphradiums als Fixpunkt zu nehmen und seine nachherigen Verschiedenheiten durch den Wechsel in der Lungeneinstülpung und in der Lage der Pneumostomfalte zu erklären.

Die respiratorische Fläche.

Wie die Atemhöhle einen hohen Reichtum morphologischer Varianten aufweist, so ist auch die Ausbildung des eigentlichen Respirationsgewebes nach Umfang und Ausbildung einem starken Wechsel unterworfen. Das Lungenareal ist im einfachsten Falle durch stärkere Vascularisation gekennzeichnet. Dabei wird das Epithel zu einer dünnen Lamelle abgeflacht, die unmittelbar die Bluträume nach außen abgrenzt und von Strecke zu Strecke durch einen Bindegewebspfeiler mit den tieferen Gewebslagen unter der Lacune zusammenhängt nnd so festgehalten wird*). Diese Gefäßverzweigung ist am stärksten in der Nähe des Pneumostoms und nimmt von da bald mehr kontinuierlich, bald ziemlich plötzlich in den entfernteren Teilen der Lungenhöhle ab, nur selten sie bis in alle Winkel erfüllend. Aber die Ausdehnung dieses eigentlich atmenden Areals erfolgt keineswegs überall in derselben Richtung; bei den Gehäuseschnecken hält es sich im allgemeinen lediglich an der Decke, wo es im Bogen zunächst nach vorn herumgreift. Bei den Nacktschnecken wechselt es in hohem Maße, bald nach vorn, bald zugleich nach hinten sich ausdehnend, bald auf die Decke beschränkt, bald auch auf den Boden übertretend, bald und meistens die Nierenwand freilassend, bald auch sie wenigstens zum Teil überziehend.

Noch stärker als nach Richtung und Ausdehnung ist der Wechsel der Atemfläche auf der gleichen absoluten Grundfläche. Er mag mindestens in denselben Grenzen sich bewegen, wie bei den Amphibien oder gar bei den Reptilien. Eine ebene Fläche mag bereits sehr verschiedenes zu leisten je nach der Dichte ihres Gefäßnetzes. Sie vergrößert sich aber wesentlich durch das Anschwellen und Hervortreten der stärkeren Äste; und wenn diese sich netzartig zusammenschließen, entstehen Alveolen. In diesen mögen zunächst die Wände auch der gröberen Gefäße osmotischen Gasaustausch vermitteln. Er muß aber abnehmen mit der Verdickung der Gefäßwand; daher führt ein weiterer Schritt zur Aus-

*) D. Calugareanu et J. Dragoin, Sur l'epithélium respiratoire de quelques gastéropodes pulmonés. Compt. rend. de la Soc. de biol. LXV. 1908. S. 521—523.

bildung eines feinsten Gefäßnetzes in und auf dieser Wand. Dadurch werden die Alveolen den Lungenbläschen der Wirbeltiere immer ähnlicher. Das gleiche Prinzip kann, weiter wirkend und Alveolen über Alveolen schichtweise häufend, einen dichten Lungenschwamm erzeugen, bei *Parmacella* z. B. So finden wir in einer derartigen Lunge alle Übergänge wie etwa in der Lunge einer Schlange, deren hinteres Ende nur noch einen Luftsack bedeutet. Bei den Testacellen werden die Enden des Lungenraums geradezu zu Luftsäcken erweitert.

Leider fehlt uns für genauere Abschätzung der wahren Atemfläche und ihrer Wirkung bis jetzt jeder exakte Maßstab. Im großen und ganzen läßt sich bisher eine allgemeine Beziehung zwischen der Atemfläche und dem Körperumfang feststellen. Schwammartig entwickelte Lungen scheinen auf große Formen beschränkt, während kleine Pulmonaten durchweg nur eine vascularisierte ebene Atemfläche aufweisen dürften. Aber sowohl die Grenzen der verschiedenen Lungentypen innerhalb des Systems, sowie ihre Übergänge während der individuellen Entwicklung bleiben erst festzustellen.

Für die adaptiven Kiemen dürften ähnliche Gesichtspunkte gelten, nur daß die ganz verschiedene körperliche Grundlage, auf der sie sich bilden können, eine nähere Schätzung noch viel mehr erschwert. Sie lassen sich vorläufig nur im allgemeinen morphologisch schildern.

Systematische Beschreibung.

Bei der vielfach sich kreuzenden Ausbildung von Lungen und Kiemen, pallialen und extrapallialen Respirationsorganen dürfte es angezeigt sein, zunächst eine systematische Übersicht zu versuchen.

Basommatophoren.

Der Wechsel innerhalb dieser alten Gruppe ist außerordentlich groß. Man kann wohl morphologisch folgende Stufen unterscheiden:

a. Eine kaum angelegte Mantelhöhle mit einfachem Lappenanhang,
b. Eine stärker vertiefte Mantelhöhle mit adaptiver Kieme,
c. Eine weiter vertiefte Mantelhöhe, die zugleich als Lungenhöhle dient,
d. Lungenhöhle mit verschließbarem Pneumostom,
e. Lungenhöhle mit Pneumostom und äußerer adaptiver Kieme,
f. Lungenhöhle mit Pneumostom und innerer adaptiver Kieme.

Die Frage, ob sich mit dieser Stufenfolge zugleich eine phylogenetische Reihe verbindet, oder ob etwa die ersten Stufen auf Rückbildung einer früher vorhandenen Lunge beruhen, bleibt dabei unberührt.

a. Die Ancyliden und *Gundlachia* haben den Raum unter dem Mantel neben dem After kaum mehr vertieft, als auf der anderen Körperhälfte. Unter ihm springt ein Hautlappen vor, den Pelseneer als Mantellappen bezeichnet. Von einer besonderen Atemhöhle ist keine Rede.

b. Bei *Protancylus*, noch mehr bei *Miratesta* erscheint nach Sarasin's der Raum unter dem Mantel mehr vertieft. Er ist von einer adaptiven

Kieme ausgefüllt (s. u.). Bei *Miratesta* wird er oben und unten vom Mantel begrenzt, weil dieser von der Sutus her einen Lappen unter die Kieme herabschickt (VIII 13). Nach einer Figur v. Iherings scheint auch *Ancylus Moricandi* in diese Gruppe zu gehören (s. u.).

c. Chiline bildet eine Gruppe für sich, insofern als sich zwar eine Mantelhöhle vertieft, die aber weder durch ein Pneumostom geschlossen werden kann, noch ein Atemgefäßnetz an der Decke entwickelt. Die Höhle ist nach Plate bei *Ch. dombeyana* ziemlich groß und steigt bis in die vorletzte Windung hinauf. Der Raum wird zum großen Teil von der Niere eingenommen und soll zugleich bei ihren dünnen Wänden die respiratorische Oxydation des sie durchströmenden Venenblutes ermöglichen. Das Atemloch wird wenigstens etwas verengt durch einen Wulst des unteren Mantellappens, wo der After liegt. Eine vorspringende, lacumäre Falte begleitet den Enddarm und schlägt sich hinten auf den Mantel über, wo sie am rechten Rand der Niere entlang läuft. Ihre Bedeutung ist unklar. Die Decke des Atemraums ist oft tief schwarz pigmentiert. Die Schnecken halten den Atemraum gleichmäßig weit offen, gleichgültig ob sie sich über oder unter Wasser befinden, sie lassen also ebenso Luft wie Wasser eintreten. Plate denkt an eine Sonderanpassung an die reißenden Gewässer Chiles. Jedenfalls bedeutet der Atemraum weiter nichts, als eine Vergrößerung der atmenden Haut, von der er sich in der Struktur nicht unterscheidet.

d. Die echte Lungenhöhle mit meist wenig hervortretendem Gefäßnetz an der Decke und verschließbarem Pneumostom kennzeichnet das Gros der Basommatophoren auf dem Lande, im Süß- und Seewasser, gleichgültig, welche Form Körper und Schale sonst angenommen haben. Hierher gehören die Ancyliden, soweit bekannt *Limnaea, Amphipeplea, Physa* und *Aplexa*, die meisten Planorbiden, *Latia*, *Gadinia*, *Otina*, *Amphibola*. Das Pneumostom ist in der Regel verschließbar durch einen Wulstlappen, der die untere Umrandung bildet und sich von unten her über die Öffnung legt. Das Gewebe der Cutis greift aber so gleichmäßig um das Pneumostom herum, daß sich die ganze Umrandung als ein gleichmäßiges trichterförmiges oder zylindrisches Rohr erheben kann und sich der nahen Wasseroberfläche entgegenstreckt, am deutlichsten bei den Limnaeen.

Im einzelnen gibt es eine ganze Reihe von Abstufungen.

Die Auriculiden haben eine wohlentwickelte Lunge (Semper, Pelseneer, Plate), aber dem engen Pneumostom fehlt der untere Schließlappen. Das vasculöse Atemgewebe beschränkt sich, wie bei allen Basommatophoren, auf das Manteldach der Lunge. Bei *Pythia* beschreibt die Lunge eine volle Spiraltour.

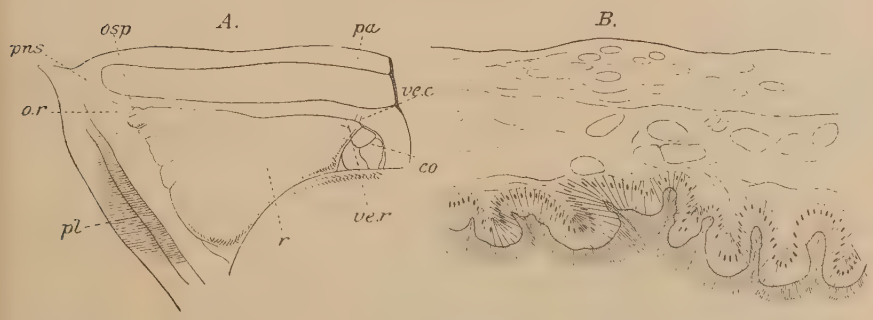
Gadinia, der Philippi und Hutton mit Unrecht eine Kieme zuschrieben, hat ein enges Pneumostom, das in eine sichelförmige Lunge überführt; sie reicht links viel weiter nach hinten als rechts. Nach Plate fehlt der *P. peruviana* ein respiratorisches Gefäßnetz. Bei *G. Garnoti*,

die sich im Aquarium nach Art vieler kleinen Basommatophoren mit Vorliebe über der Wassergrenze aufhielt, enthielt sie Luft (Pelseneer).

Bei *Otina*, die nach Clark ebenfalls eine Kieme besitzen sollte, hat der sichelförmige Atemraum ein mäßiges Gefäßnetz. Das ziemlich enge Pneumostom läßt nur Luft eintreten (Pelseneer).

Amphibola besitzt keine Kieme, wie es schon Quoy und Gaimard erkannten. Pelseneer weist die Angaben von Macdonald und v. Ihering zurück. Was Burries als rudimentäre Kieme ansah, kann nicht als solche gelten. Es sind wimpernde Falten, die rechts vom Enddarm entlang ziehen, während ein Ctenidium links liegen müßte. Ob und inwieweit die Wimperfalte zur Einfuhr von Wasser benutzt werde, scheint unbekannt. Unter dem Pneumostom ein Schließlappen mit dem After.

Fig. 139.



Amphibola nux avellana. *A*. Dach der Mantelhöhle. *B*. Querschnitt durch die als Kieme gedachte Falte *pl*. *co* Herz. *osp* Osphradium. *o.r* Nierenporus. *pa* Mantel. *pns* Pneumostom. *r* Niere. *ve.c* Gefäß von dem vorderen Teile der Atemhöhle, das mit der Nierenvene *ve.r* zum Atrium geht. Nach Pelseneer.

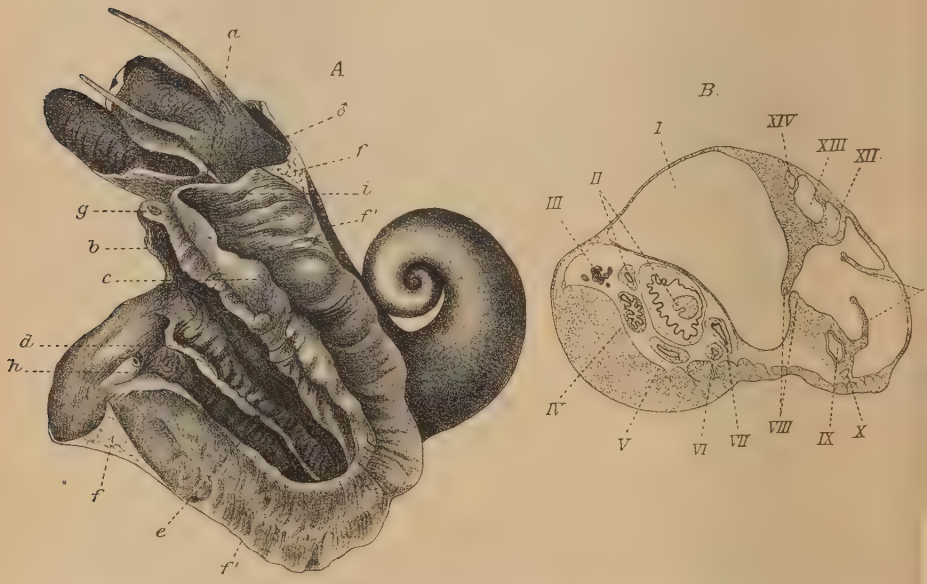
Latia hat eine gut entwickelte Lunge, die bis auf die linke Körperhälfte hinüberreicht (Pelseneer).

Unter den gewöhnlichen Formen *Limnaea*, *Physa* usw. zeichnen sich die Planorben durch eine sehr große Lunge aus. Man sieht sie bei kleineren Arten bis weit in die Spira hinauf durchscheinen. Sie dient den Tieren als Schwimmblase, mittels deren sie vom Boden der Gewässer an die Oberfläche emporsteigen. Bei den Planorben wirkt ihre Größe erschwerend auf die Locomotion. Das Tier kommt so nach oben, daß das Gehäuse senkrecht steht mit der Mündung nach unten. Durch Verschiebung der Luft und Verlagerung des Schwerpunktes wird dann die Schale umgedreht, daß sich der Fuß am Wasserspiegel ausbreiten kann. Beim Kriechen, auch an einer Unterlage, kommt aber fortwährend die alte Lage wieder störend zur Geltung, so daß sich die Locomotion aus einem ruckweise erfolgenden Wechsel zwischen Kriechen und Gehäuseeinstellung zusammensetzt (Buchner).

Bekannt ist, seit den Untersuchungen von Siebold und Pauly, daß die Limnaeen ihre Lunge in stärker fließenden Gewässern geschlossen halten. In der Tiefe der Seen aber öffnen sie sie wieder und nehmen Wasser ein. Da sie aber von hier niemals wieder an die Oberfläche kommen, ist die Lunge sozusagen zu einer Wasserlunge geworden. Selbst bei der höheren morphologischen Ausbildung erweist sie sich gegen das Medium so indifferent, wie die primitive Atemhöhle von *Chilina*. Freilich übernimmt dann die Haut vorwiegend die Respiration. Von den kleinen Planorben kann *Pl. cristatus* nach Willem die Lunge ebenfalls mit Wasser füllen.

e. *Planorbis corneus*, (schwächer *Pl. complanatus*) und die medagassische von Pelseneer als *Pulmobranchia* beschriebene Form (= *Isidora*

Fig. 140.



Planorbis corneus. *A* mit von oben geöffneter Lungenhöhle. *a* Pneumostom. *b* adaptive Kieme. *c* doppelte Leiste am Boden, den Enddarm bergend. *d*, *e* Leisten an der Decke. *f*, *f'* aufeinanderpassende Schnittränder. *g* Anus. *h* Nierenpapille. *i* Stelle des Ophradiums. *B*. Querschnitt durch den vorderen Teil der Lungenhöhle. *I* Lungenhöhle. *II* und *V* Penis. *III* Speicheldrüse. *IV* Ösophagus. *VI* Spermoviduct. *VII* Oviduct. *VIII* rechte obere und untere Falte. *IX* Enddarm. *X* Zuführendes Kiemengefäß. *XI* linke obere und untere Falte. *XII* Zuführendes Nierengefäß. *XIII* Niere. *XIV* Abführendes Nierengefäß. *A* nach Simroth. *B* nach Pelseneer.

s. *Bulinus*) sind durch die Entwicklung des Schließlappens unter und hinter dem Pneumostom zur adaptiven Kieme ausgezeichnet (s. u.). Damit geht merkwürdigerweise eine Faltenbildung in der Lunge Hand in Hand, deren Bedeutung noch nicht klar liegt. Die Falten sind verschiedentlich

untersucht worden, von Lacaze-Dutiers, mir, Semper, Bohme, Buchner, Pelseneer. Letzterer gibt die ausführlichste Beschreibung. Sie gehen von der ventralen und der dorsalen Seite aus und sind oben wie unten doppelt. Die ventralen kommen zustande durch eine Verdickung der den Enddarm einschließenden Haut. Von den dorsalen steht die vordere oder rechte im gleichen Verhältnis zur Niere, die hintere oder linke geht vom Mantel selbst aus. Die vorderen oder linken Falten sind dicker als die hinteren; dadurch, daß sie sich bis zur gegenseitigen Berührung erheben, schließen sie von dem vorderen weiteren Lungenraum einen hinteren, ihm parallel laufenden ab, in den die hinteren Falten frei hineinragen. Am kräftigsten sind die Falten entwickelt bei *Planorbis corneus*, schwächer bei *Pulmobranchia*, angedeutet bei *Pl marginatus* und *carinotus*. Der nahe liegende Gedanke, den ich aussprach, in dem hinteren Raum einen Kiemenraum zu erblicken, ist namentlich durch Pelseneer zurückgewiesen worden. Cilien fehlen, und es tritt kein Wasser ein. Die Vascularisierung ist schwach, gegenüber dem gut entwickelten Gefäßnetz im vorderen Raum von *Planorbis* und *Pulmobranchia*. Der Raum scheint also zunächst ziemlich bedeutungslos zu sein. Die Falte auf dem Darm läuft vorn bis zur Mündung, so daß bereits das Pneumostom in zwei Abschnitte zerlegt erscheint, von denen aber nur der vordere oder vielmehr das Atemloch als Ganzes wirkt. Eine Andeutung der Trennung will Pelseneer bereits bei *Limnaea* erkennen.

f. *Siphonaria*, die in der Gezeitenzone des Meeres lebt, hat im hinteren Umfange der Atemhöhle eine adaptive Kieme entwickelt, die jedenfalls eine weit größere Respirationsfläche darstellt als der glattwandige Abschnitt (s. u.). Bei steigender Flut wird jedenfalls Wasser eingenommen. Die Funktion dürfte ähnlich sein wie bei Labyrinthfischen.

Eine Anzahl von Basommatophoren ist noch nicht untersucht, darunter leider gerade solche, die auf den Gebirgen wärmerer Länder (Algier und Réunion) eine rein terrestrische Lebensweise im Moos führen, wie *Lantzia* und *Brondelia*. Wir kommen darauf zurück.

Soleoliferen.

Das Historische ist bei der Niere bereits angegeben. Es hat sich herausgestellt, daß bei den Oncidiiden zwischen den wirklich voneinander getrennten, wenn auch in üblicher Nachbarschaft lagernden Organen früher mancherlei Verwechslungen begangen wurden. Die übrigen haben entweder keine Lunge — oder sie ist, falls sie sich doch noch experimentell herausstellen sollte, als eine besondere Erwerbung aufzufassen.

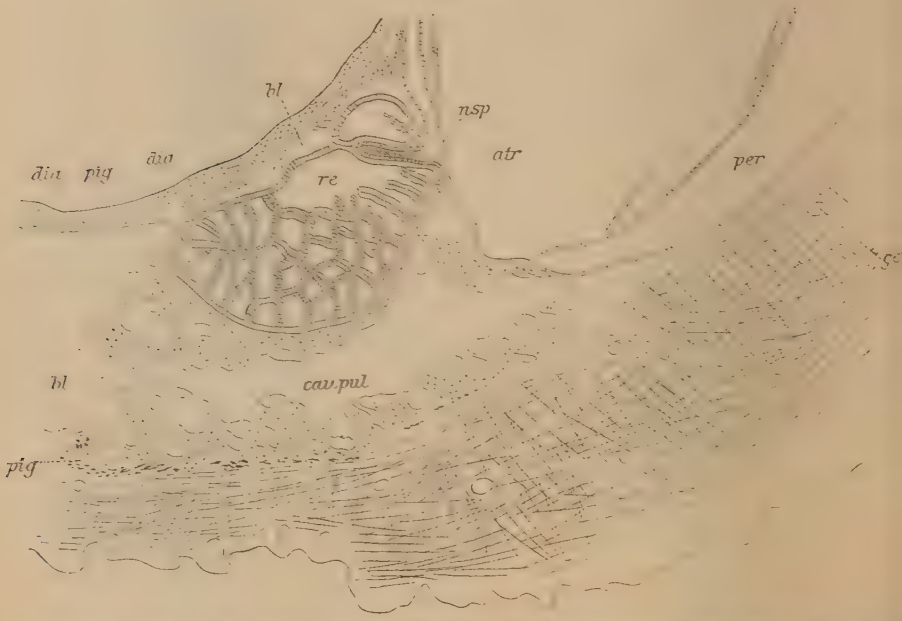
Oncidiiden.

Die von Cuvier bereits beschriebene Lunge wurde von v. Ihering und Joyeux-Laffuie mit der Niere zusammengeworfen, wozu Haller weitere Verwechslungen hinzufügte. Bergh und Semper schieden wieder. Plate, v. Wissel und Pelseneer haben die Verhältnisse richtig gestellt.

Das Pneumostom mündet, völlig von Darm und Ureter getrennt, hinter der Afterpapille entweder genau in der Mittellinie oder ein wenig nach rechts verschoben. Seine relative Lage zwischen After und Perinotum hat Plate zur systematischen Charakterisierung verwendet.

Im allgemeinen hält sich die sichelförmige, vorn konkave Lunge an die Niere, die sie einhüllt, und in deren Vertiefungen sie selbst mit manchen Fortsätzen eindringt, so daß sie Pelseneer bei *Oncidiella* selbst als halb-tracheat bezeichnet. Wie die Niere, teilt sie sich von einem medianen Raume aus gewöhnlich in zwei seitliche Räume, die verschieden

Fig. 141.



Querschnitt durch das Hinterende von *Oncidium verruculatum*. *atr* Vorkammer des Herzens. *bl* Lacunen. *cav.pul* Lungenhöhle. *dia* Diaphragma. *gef* Blutgefäße. *nsp* Renopericardialgang. *per* Pericard. *pig* Pigment. *re* Niere. Nach Plate.

weit vordringen, der rechte reicht stets bis zum Pericard. Vorn wird sie durch ein dünnes, glattes, muskulöses, von feinen Blutlacunen durchzogenes, auf der Vorderseite oft pigmentiertes Diaphragma von der Leibeshöhle abgegrenzt. Das Atemgewebe findet sich der Hauptsache nach an der Mantelfläche, also unter dem Ende des Notums, es greift hier und da etwas auf die benachbarte Region des Diaphragmas über, ebenso auf den Boden des medianen Raums, der hinter der Fußspitze diesem Hyponotum aufliegt; es bleibt nur in der Umgebung des Pneumostoms glatt und gefäßfrei.

Von Einzelheiten etwa folgendes.

Bei *Oncidina*, *Oncidiella* und *Peronina* dehnt sich die Lunge symmetrisch gleich weit nach rechts und links aus, bei *Oncis* reicht sie halbsymmetrisch noch einmal so weit nach vorn als links, bei *Oncidina* liegt sie asymmetrisch rechts und erstreckt sich nur ganz wenig über die Medianebene nach links hinaus.

Sehr verschieden ist die Ausbildung der Respirationsfläche. In den meisten Fällen wird das Gefäßnetz so tief maschig und alveolär, wie bei der entwickeltsten Stylommatophorenlunge. Die Lacunen drängen sich in der Regel auf den Kammleisten dicht ans Epithel heran, zur Erleichterung des Gasaustausches. Das Lumen der Gefäße wechselt sehr stark je nach der Konservierung, was Plate als Beweis für die Kontraktilität der Wandungen ansieht. Bei normalen Oncidiellen tritt die Lacunenbildung ganz zurück, wiewohl der Lungenraum erhalten bleibt. *Oncidiella celtica* und *maculata* haben ganz glatte Lungenwände, bei *O. borealis* ist die Atemfläche zwar vascularisiert, doch ohne daß die Gefäße über die Atemfläche vorspringen. Die Lunge wird nach Wissel von einem ganz flachen Epithel ausgekleidet, über dessen Fläche sich die Kerne etwas erheben.

Man hat meist in der Biologie der Oncidiiden den Hauptwert auf die amphibische Lebensweise am Meeresstrande gelegt und den Wert der Lungenatmung unterschätzt. Formen, die nie mit dem Meere in Berührung kommen, wie *Oncis montana*, beweisen allein schon, daß die Respiration in erster Linie, und zwar hier allein durch die Lunge sich vollzieht, und die Höhe ihrer Ausbildung spricht in demselben Sinne. Aber selbst wenn *Oncidiella celtica* von Joyeux-Laffuie einen Monat lang unter Wasser gehalten werden konnte, so kriecht sie doch während der Ebbe ihrer Nahrung nach, wobei sie ihr Pneumostom öffnet, natürlich nicht im Sonnenschein. v. Wissel weist mit Recht auf Plates Beobachtung hin, daß selbst Tiere von dieser Lebensweise in erster Linie auf ihre Lunge angewiesen sind. Denn Plate sah die *O. coquimbensis* außerhalb des Wassers ihr Pneumostom weit öffnen und sogar zu dessen freister Entfaltung das Ende des Hyponotums nach oben umbiegen. Die Nachbarschaft zwischen Lunge und Pericard wirkt doch am unmittelbarsten, um oxydiertes Blut den inneren Organen, vor allem dem Hirn, zuzuführen (s. u.).

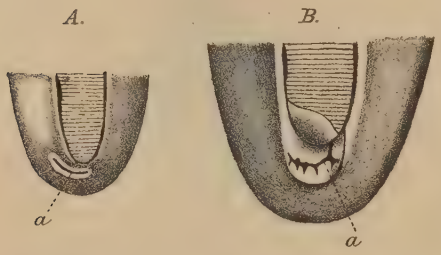
In der vollkommenen Trennung von Darm und Niere zeigt die Oncidienlunge unter den Pulmonaten die größte Selbständigkeit, in der Ausbildung des Atemgewebes erreicht sie die höchste Stufe. Daß sie hinter dem Pericard liegt mit der Lagebeziehung zwischen Herz und Atemorgan, wie sie die Opisthobranchien auszeichnet, macht die Familie opisthopneumon.

Die Vaginuliden.

Der allgemeine Stand der Frage ist bei der Niere erörtert (s. o.). Von älteren Autoren scheint Leidy der modernsten Auffassung am nächsten

gekommen sein. Der Raum, der sich von der Mündung des eigentlichen Ureters neben dem Enddarm im Mantel bis ans Hinterende erstreckt und mit ihm in Verbindung steht, galt bisher als Lunge, bis Pelseneer darauf hinwies, daß die Falten, wie sie von mir und Keller abgebildet waren, ein viel zu hohes Epithel tragen, als daß man sie für respiratorisch halten dürfte. Dazu ist das Epithel drüsig, und die Falten sind arm an Blutlacunen. Pelseneer rechnet den Raum daher als erweiterten Endabschnitt dem Ureter zu. Schon seine Entfernung von dem Pericard, von dem er durch die Niere getrennt ist, spricht gegen die Deutung als Lunge, da sonst Herz und Lunge bei allen Pulmonaten unmittelbar zusammenhängen, worauf ich zurückkomme. Damit scheint aber die Frage doch nicht erschöpft zu sein. Zunächst fehlt der experimentelle Beweis, daß keine Luft aufgenommen wird. Zum mindesten könnte man bei *Veronicella Willeyi*, bei welcher das Endrohr frei neben dem After ausmündet, und die Kommunikation mit dem Rectum viel weiter oben liegt, (Textfig. 126 B) noch Lungentätigkeit erwarten. Bei den übrigen wird sie unwahrscheinlich schon durch die Mündung des Rohres in den Enddarm kurz vor deren Öffnung (Textfig. 126 A). Abgesehen davon, daß man meist im ganzen Rectum Faeces findet, spricht schon die Form des Afters gegen eine Trennung in After und Pneumostom. Bisweilen ist er allerdings rings durch Falten gesäumt, von denen die am weitesten rechts gelegene am stärksten vorspringt und wohl einen besonderen Pneumostomkanal abschließen könnte (Textfig. 142 B) wie schon Leidy eine ähnliche Auffassung hatte. Bei anderen aber, namentlich bei der abessinischen Gruppe, (Textfig. 142 A) bildet er eine lange, schräggestellte Spalte, deren Ränder sich glatt aneinanderlegen, wie die eines Knopflochs, so daß jede Andeutung einer Arbeitsteilung in Luft- und Faecalgang ausgeschlossen erscheint. Am wichtigsten aber ist doch wohl die von Sarasins nachgewiesene Tatsache, daß anfangs der Darm in der Höhe des eigentlichen Ureters, d. h. beim Eintritt in den Mantel, sein Ende hat und mit ihm zusammen in einen gemeinsamen Enddarm mündet, der sich erst nachträglich in die zwei Canäle, das Rectum und das Endrohr des Ureters, zerlegt. Hier gewinnt man in der Tat den Eindruck, als wenn sich eine selbständige Mantelhöhle durch Einstülpung entwickelte, welche After und Nierenporus vor sich hertreibt. Sie könnte in der Tat als Atemhöhle aufgefaßt werden, gleichgültig, in welcher Weise sie sich nachträglich weiter differenziert

Fig. 142.



Hinterende von *Vaginula*, von unten. *A.* aus der Gruppe vom abessinischen Hochlande (2 : 1); *B.* aus der Gruppe der *V. tuberculata* (nat. Gr.). In *B.* ist das Fußende nach vorn zurückgeschlagen. *a* Afterspalte. Original.

hätte. Ja es fehlt anscheinend nicht an einer direkten Blutverbindung zwischen der Atemhöhle und dem Herzen, sei es durch den Lateralsinus, der rechts viel weiter ist als auf der linken Körperhälfte und Pericard, Niere und Lunge zusammenhängend umspült, sei es durch eine besondere Lungenvene (s. u.). Hier sind künftige Untersuchungen abzuwarten.

Daß ich Plates konstruktiver Ableitung der Verhältnisse bei den Vaginuliden aus einer gewöhnlichen Pulmonatenlunge keine Beweiskraft beimessen kann, ist schon bei der Niere erwähnt. Ich verzichte daher auf die ausführliche Wiedergabe.

Die Rathouisiiden.

Die anatomischen Angaben sind oben bei der Niere gemacht (S. 383). Der von Sarasins bei *Atopos* als Lunge gedeutete Endraum ist kurz und erweitert sich zu einer kleinen Blase (XXII, 4 *ah*). Mag er praktisch der Atmung dienen oder nicht, die morphologische Übereinstimmung mit dem Endraum der Vaginuliden läßt sich kaum anzweifeln. Die Differenzen beruhen bloß auf der Verlagerung des langen Rectums der Vaginuliden in den Mantel. Will man einen Vergleich mit den Oncidiiden suchen, so bleibt wohl nur die Annahme, daß bei diesen die Lungeneinstülpung von Anfang an neben der Niere lag, bei den anderen Familien aber vor dem Nierenporus, so daß sie den Ureter vor sich her nach innen schob.

Die lissopoden Stylommatophoren.

Den eigentlichen Landlungenschnecken kommt durchweg eine gesonderte Lunge zu mit Pneumostomverschluß. Aber deren Ausbildung ist sehr ungleichmäßig. Am stärksten weichen von der Norm ab die Janelliden, welche Plate als Tracheopulmonaten den Vasopulmonaten gegenüberstellte. Ich folge in der Beschreibung zunächst den Autoren, um Kritik und Deutung gesondert anzuschließen.

Die Janelliden.

Semper, Bergh und ich hatten bereits bemerkt, daß vom Pneumostom ein enger Atemgang durch die Rückenhaut führt und sich dann zu einer kleinen Höhle erweitert, von der zahlreiche feine Gänge ausstrahlen. Plate, Pfeiffer und Glamann haben die Sache weiter verfolgt und dargetan, daß sich die Gänge als immer feinere Röhren verzweigen, bis sie in einen Filz oder Rasen letzter Atemröhren enden, die büschelförmig in einen großen dorsalen Blutsinus hineintauchen. Das Organ, das Plate als Tracheal- oder Büschellunge bezeichnet, ist der Hauptsache nach nur durch die Wand des Atemganges oder, was auf dasselbe hinausläuft, durch das Dach, die Kuppel der Mantelhöhle mit dem Integument verbunden und hängt im übrigen frei in den Sinus hinein, der zugleich die übrigen Pallialorgane, die Niere, den komplizierten Ureter, das Rectum, das postpalliale Sinnesbläschen einschließt und umspült. Die Büschel

Fig. 143.

Längsschnitt durch die Mantelorgane von *Janella*. Vorn = unten. *a* Grenze zwischen Flimmerepithel und Cuticula. *atg* Atemgang. *cav.pall* Mantelhöhle. *gr* Grube der Mantelhöhle. *dia* Diaphragma. *div.* Ureterdivertikel. *mu* Muskulatur. *pul* Lungenröhren. *sbl* Postpalliale Sinnesblase. *sch* Schale. *sin.dor.* Rückensinus. *so* Sinnesleiste. *ur* Ureter. Nach Plate.

der Atemröhren schieben sich bis zu diesen Organen vor und zwischen sie hinein. Die Lage des Pneumostoms, das Verhältnis zu Ureter und Enddarm sind früher angegeben, die allgemeine Konfiguration der Atemorgane ergibt sich aus Textfig. 129—132, etwa mit folgenden Erklärungen.

Bei *Tribonophorus* und *Aneitea* reicht die Lunge nicht bis zur Medialebene nach links heran, sondern beschränkt sich ganz auf die rechte Körperhälfte. Der Atemgang steigt bei *Janella* senkrecht durch das Integument in die Höhe, bei *Aneitella Berghi* durchsetzt er das Integument, nach außen gewandt, in fast horizontaler Richtung, was eine längere Ausdehnung bedingt. Bei *Aneitea* und *Tribonophorus* richtet er sich schräg nach hinten. Er ist wohl im allgemeinen ein enges Rohr mit fest verschließbarer Mündung. Doch bleibt er nach Hedley so erweiterungsfähig, daß man gelegentlich durch das Pneumostom bis in die Mantelhöhle sehen kann (ähnlich wie bei unseren Nacktschnecken). Bei *Aneitella virgata* nimmt er nach Glamann in mittlerer Höhe zwei blindsackartige Anhänge auf, deren Gegenüberstellung dem Lumen Kreuzform verleiht. Sie werden als nebensächlich betrachtet. Die sich anschließende Mantelhöhle der Autoren, besser wohl Lungenhöhle, bleibt immer ein minimaler Raum von höchstens einigen Millimetern Länge und Breite und noch geringerer Höhe, wobei wohl auf den Wechsel zwischen Breite und Länge bei den verschiedenen Formen nichts ankommt. Die geringeren Dimensionen erläutert Plate durch einen Vergleich.

Die Lungenhöhle hat

bei *Helix pomatia*	31	mm	Länge,	20	mm	Breite,	3	mm Höhe,
„ *Arion empiricorum*	14	„	„	10	„	„	2	„ „
„ *Janella Schauinslandi*	3	„	„	2	„	„	0,5	„ „
„ *Aneitella virgata* (je	2,4	„	„	1,8	„	„	1,2	„ „
nach Kontraktion)	1,4	„	„	1,1	„	„	0,4	„ „

Der Vergleich büßt an Kraft ein, wenn man bedenkt, daß die Autoren die Divertikel ihrer Struktur nach zur Mantelhöhle rechnen. Es sind die röhrenförmigen Aussackungen der Höhle, soweit sie noch innerhalb von Muskulatur und Integumentgewebe liegen, in dem sie sich vielfach verzweigen, oder die sie in einfachem Verlauf durchsetzen, um dann in die Büschel der Atemröhren auszustrahlen, die frei im Sinus schwimmen. Nur bei *Tribonophorus* schieben sich zwischen Atemröhren und Divertikel noch die Luftkammern ein, d. h. die äußeren Enden der Divertikel, die von ihnen durch ihre Wandstruktur scharf unterschieden sind, worauf wir gleich zurückkommen. Die Verzweigung der Mantelhöhle differiert etwas nach den Gattungen. Bei *Janella* finden sich die Divertikel auf allen Seiten, am dichtesten in drei Etagen übereinander rechts und links. Bei *Aneitea* sind sie vorn und hinten am weitesten und am meisten geteilt, in der Mitte kürzer und einfach, sie sitzen aber ringsherum und fehlen nur im Umfang des Atemgangs. Bei *Tribonophorus* zählt Pfeiffer 24 Di-

vertikel, 8 nach vorn, 2 nach hinten usw. Die Atemröhren endlich werden überall sehr zahlreich. Die Ausdehnung bleibt mäßig. Denn die ganze Lunge, einschl. der Atemröhren, hat immer einen beschränkten Umfang. Bei *Aneitea* gibt Glamann 5,7 mm Länge und 4,1 mm Breite für die Lunge an, während die Zahlen für die Mantelhöhle je nach dem Kontraktionszustande 2,9 oder 2,6 und 3,4 oder 2,3 mm lauten, bei 2,6 oder 0,6 mm Höhe.

Die frei im Sinus hängende Lunge erhält außer am Dache, wo sie mit der Rückenhaut zusammenhängt, weiteren Halt dadurch, daß sie sich auf das Rectum stützt. Der Sinus wird unten gegen die Leibeshöhle abgeschlossen durch das Diaphragma, welches nichts anderes bedeutet, als die innere Auskleidung der Leibeshöhle mit einer im wesentlichen aus quergerichteten Fasern zusammengesetzten Muskellage. Der Sinus allein, der bei *Janella* sich unter dem vierten Teil des Rückens erstreckt, macht die Muskellage zur gesonderten Membran. Zu erwähnen sind noch die schlauchförmigen Drüsen, die sich in wechselnder Anzahl in der Umgebung des Peristoms und in den Atemgang öffnen, und die sich zum Teil, wie früher erwähnt, zu geschlossenen Bläschen in der Cutis abschnüren. Bei *Tribonophorus* bleiben sie durchweg offen.

Histologische Struktur.

Die Muskulatur des Integuments mit ihren Bindegewebselementen geht von der Rückenhaut auf die Mantelhöhle einschl. der Divertikel über, nur die größeren Hautdrüsen treten zurück außer den erweiterten schlauchförmigen. Bei *Janella* verjüngt sich die Muskulatur bereits stark an den Divertikeln, bei *Tribonophorus* liegt die Grenze an den Luftkammern, die kaum noch an der Eintrittsstelle eine Spur von Faserbelag haben. Die Muskeln verlaufen hauptsächlich der Länge und der Quere nach, doch vielfach mit netzartig aufgelöster Richtung der Bündel, ähnlich wie in der Haut.

Das Epithel des Atemganges ist bei *Janella* sehr ähnlich dem des äußeren Integumentes, nur daß es eine weit niedrigere Cuticula und Cilien trägt. In der Seitenwand der Mantelhöhle hören die Wimpern auf, und es setzt eine starke Cuticula ein, die Zellen werden zylindrisch. Eine Basalmembran fehlt durchweg, wie beim Integument. Kleine Schleimdrüsen sind im Atemgang nur noch vereinzelt. Beim Übergange in die schlanken Atemröhren, deren Querschnitt sich gegen das blinde Ende auf den vierten Teil verjüngt, tritt eine wesentliche Änderung ein. Die Cuticula verschwindet bald ganz. Die Zellen flachen sich ab, ihr freier, dem Lumen zugekehrter Rand ist gestrichelt (Balken mit hellem Zellsaft dazwischen), der Kern wird zur Scheibe, in der sich Chromatinkörner, durch Fäden verbunden, an der Oberfläche verteilen, die Scheibe wird gelappt, erhält Löcher und wird siebförmig durchbrochen. Im Lumen des Röhrchens finden sich Secrettröpfchen, als Schleim zu deuten, wie denn Plate

diesen Zellen gleichzeitig respiratorische und secretorische Funktion zuschreibt (s. u.). Charakteristisch ist die amitotische Teilung dieser Kerne und Zellen, die namentlich im weiteren Ende der Röhrchen statt hat, sowie ihr rascher Verbrauch und ihre Degeneration. Plate hat gerade diesen Vorgängen seine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und glaubt, einen Ausnahmefall von der Regel entdeckt zu haben, wonach die Amitose auf Gewebselemente beschränkt bleibt, die weiter keine morphologische Aufgabe haben und baldiger Abnutzung unterliegen, während hier den Zellen noch eine doppelte Leistung zufallen soll. Bei der Amitose rücken die Kernhälften auseinander, zunächst noch durch eine oder mehrere Brücken verbunden, bis auch diese reißen. Das Cytoplasma teilt sich bald zunächst unabhängig von der Kernteilung, bald fallen beide Teilungen zeitlich zusammen. Die Degeneration der Atemzellen kann verschiedene Wege einschlagen, wobei die Zellen oft zunächst noch im Epithelverbande liegen oder schon in den Sinus herausgedrängt werden. Der Kern verfällt entweder langsamer Auflösung ohne Zerbröcklung, so daß seine Elemente verblassen, ohne wesentliche Formänderung, oder es tritt und zwar zumeist Zerbröcklung ein ohne vorherige Konzentration, indem die Kernmembran platzt, oder endlicher durchläuft den entgegengesetzten Weg seiner Entwicklung, er konzentriert sich, bis er schließlich verschwindet. Eigentümlich ist, daß diese Art der Kernauflösung, im allgemeinen selten, bei einem Exemplar ausschließlich herrschte — einer jener Fälle von Unterschieden in individueller Konstitution oder zeitlicher Disposition, an denen der Wirbeltierkörper so reich ist. Die Auflösung des Kerns geschieht durch Phagocytose, und zwar sollen sich daran zwei Elemente beteiligen, Blutkörperchen und plasmatische Zellen. Die letzteren würden, wie wir bei der Niere sahen, auf die ersteren zurückzuführen sein.

Aneitella Berghi zeigt nach Plate einige Differenzen. Im wimpernden Atemgange fehlen die Drüsen ganz. Dem Epithel der Mantelhöhle fehlt die dicke Cuticula, sie haben höchstens eine zarte Grenzmembran und platten sich vielfach ab. Die Kerne der Epithelzellen in den Atemröhren treiben die Differenzierung nicht so weit, wie bei *Janella*, indem sie nicht zur siebförmigen Scheibe werden, ihre Nucleolen auch sich bloß oberflächlich an die Kernmembran gruppieren. Mit ihrer Dicke hängt dann die Verwölbung der Zelle über ihnen zusammen. Amitose und Degeneration verlaufen ähnlich.

Bei *Aneitea* reicht nach Glamann die Cuticula bis auf den Boden der Mantelhöhle, sie verschwindet in den Divertikeln, wo die Zellen sich abflachen, oft so stark, daß sie sich über den Kernen vorwölben.

Triboniophorus hat nach Pfeiffer vor allen Dingen die erwähnten besonderen Luftkammern. Das Epithel, aus dem die Wand besteht, ist so flach, daß es zur doppelt konturierten Membran herabsinkt, wo nur die Kerne Vorwölbungen bedingen. Die Mantelhöhle stimmt in ihrer Aus-

kleidung am meisten mit dem äußeren Epithel überein, was sich auch darin zeigt, daß sie oft viel Schleim enthält, eine Besonderheit, die von keiner Stylommatophorengruppe angegeben wird.

Mechanismus der Atmung.

Die Anschauung, welche die erwähnten Autoren sich von der Respiration gemacht haben, schreibt der Kontraktion des Diaphragmas die Exspiration zu, die Inspiration umgekehrt der Muskulatur des Atemganges, welche, vom Pneumostom aus sich kontrahierend, die Luft bis in die feinsten Röhrchen treiben würde. Daß sie in Frage kommt, wird wenigstens durch das wechselnde Lumen der Mantelhöhle (s. o.) bewiesen. Aus dem von Knight beobachteten, erwähnten, stoßweise pulsierenden Herausdringen von Harnflüssigkeit aus dem Nierenporus folgert Plate einen für ein so niederes Tier überraschend regelmäßigen Wechsel der Atembewegungen. Man könnte vielleicht die regelrechten Schaukelbewegungen, die ein stark kontrahierter *Arion empiricorum* bisweilen ausführt, als Parallele hinstellen. Wahrscheinlicher ist aber wohl, daß langsames, unter Umständen weites Öffnen des Pneumostoms und Atemganges die Regel ist, in Übereinstimmung mit Hedleys Beobachtung (s. o.).

Kritik und Deutung.

Schon die Annahme, daß die Tätigkeit des Diaphragmas die Ausatmung bewirkte, stößt auf Schwierigkeiten. Sie wäre nur brauchbar, wenn die Lunge oder der Rückensinus sich in die Leibeshöhle hinein vorwölbte. Es genügt aber der Hinweis auf einen der von Semper abgebildeten Querschnitte (1000. Taf. K) und die Überlegung, daß der Sinus und sein Boden, das Diaphragma, unter der halben Höhe links beginnt und sich bis ebendahin rechts herüberwölbt, daß er ebenso Herz und Niere mit einschließen soll, um zu zeigen, daß eine Kontraktion des Diaphragmas nur eine Herabdrückung der Leibeshöhlendecke, d. h. eine ganz gewaltige Inspiration zur Folge haben könnte. Wahrscheinlich kommt die Muskulatur im Diaphragma nicht stärker in Betracht, als in den übrigen Teilen der Leibeshöhle außerhalb des Sinus.

Wenn die Inspiration durch von außen nach innen fortschreitenden Verschluß des Atemganges recht wohl denkbar ist, so fehlt doch jeder Nachweis einer abwechselnden Erweiterung und Verengerung der Atemröhren, denen bis jetzt allein der Gasaustausch zugeschrieben wird. Bei der scheibenförmigen Ausbreitung der Kerne ist kaum daran zu denken, daß die Verengerung der Atemröhren lediglich auf die Elastizität ihrer Wände oder auf erhöhten Druck im Rückensinus zurückgeführt werden könnte. Dazu die Struktur der Atemröhren und ihrer Zellen: letztere sind typische Drüsenzellen, die Atemröhren sind lediglich Schleimdrüsen.

Damit erleidet aber die ganze bisherige Auffassung einen Stoß. Es scheint mir jedoch nicht schwer, ein rationelles Verständnis der auffälligen

Bildung anzubahnen, worauf ich inzwischen durch andere Studien geführt wurde. Der wahre Grund dürfte in ganz anderen Verhältnissen liegen, hauptsächlich im

Schwund des Mantels durch Verwachsen des Bodens und Dachs der Schalentasche.

Daraus erklären sich alle Eigenheiten der Pallialorgane, zunächst die Gedrängtheit und die Vervielfältigung der Schalenkammer. Die Schale ist, soweit einheitlich, in engster Kammer dem Integument eingelagert, wo sie aus mehreren Stücken oder zusammengedrängten Haufen besteht, in mehreren, oft weit voneinander getrennten solchen Kammern (s. o.). Die Schale lag früher in einer weiten Schalentasche. Sie war auf ein kleines Plättchen reduziert oder bereits in verschiedene Haufen einzelner Kalkkörner zerfallen, ähnlich wie bei *Arion*. Die Verwachsung der Mantelfläche mit dem Boden der Schalentasche schritt überall bis an die Kalkreste heran, die nun abgekapselt wurden.

Das Hinterende der ursprünglichen Schalentasche wird bezeichnet durch das postpalliale Sinnesorgan. Es ist nichts anderes als die von Täuber gefundenen Sinnesleisten im Schalengang der gewöhnlichen Nacktschnecken. Die Verwachsung verwandelte den Gang in eine Blase, der die Sinnesleisten innen ansitzen. Es ist überflüssig, nach einer neuen Funktion der Sinnesblase zu suchen.

Die Verwachsung des Schalendachs oder Mantels mit dem Boden der Schalentasche führte zum Verstreichen und Schwund des vorspringenden Mantelrandes. Es entstand die glatte Haut, durch die sich der Rücken der Athoracophoriden auszeichnet. Damit fällt aber die Stütze weg für das Lungendach. Die vom Pneumostom her vordringende Lungeneinstülpung geht, worauf die durchschnittlich schräge, zum Integument selbst senkrechte Richtung des Atemgangs (s. o.) deutet, nicht mehr in so kleinem Winkel zum Boden der Schalentasche, d. h. des ursprünglichen Mantels, daß ihre obere oder äußere Wand mit dem Mantel verschmelzen oder durch Hautgewebe mit ihr sich verbinden könnte, wie es nach der allgemeinen Regel geschieht. Beide Vorgänge, die Verschmelzung von Schalentaschenboden oder Mantel und Schalentaschendecke mit Reduktion des Mantelrandes, und die Vergrößerung des Winkels zwischen der Lungeneinstülpung und der Rückenfläche der Schnecke stehen wohl mit Sicherheit in kausalem Zusammenhange, wobei höchstens zu untersuchen bliebe, welcher von beiden Vorgängen der primäre ist. Zum mindesten scheint sicher, daß in der Lostrennung des Lungensackes vom Rückenintegument der Grund liegt für seine geringe Ausdehnung. Die Regelung des Luftwechsels in der Lunge fällt lediglich der Integumentmuskulatur anheim in der Umgebung des Pneumostoms, wie bei anderen Pulmonaten. Sie verstärkt sich im ganzen Umfange der zusammengefallenen Lunge, deren vorspringende Gefäßwände miteinander verwachsen,

wie die Wände der Schalentasche und nur röhrenförmige Zwischenräume frei lassen, die Divertikel.

Diese Muskulatur, deren verschiedene Anordnung abwechselnde Verengerung und Erweiterung erlaubt, bedingt allein den Luftwechsel. Er erstreckt sich nur so weit, als die Muskulatur reicht, d. h. auf die Mantelhöhle, die Divertikel und die Luftkammern von *Triboniophorus*. In diesem Raum, namentlich in der Peripherie, wird das Epithel zu einem echten, d. h. abgeflachten Atemepithel. Der ganze Raum um die zusammengefallene und entsprechend verkleinerte Lunge wird von einer vordringenden Lacune eingenommen, es entsteht der Rückensinus, dem das Atemepithel zugewandt ist. Die intensive Ausnutzung der beschränkten Fläche des Atemepithels führt zu einer Differenzierung der Epithelien. Soweit die Luft vordringt, werden alle Zellen zu Atemzellen. Die Schleimzellen dazwischen werden über diese Zone hinausgedrängt und entwickeln sich zu Schleimdrüsen, die frei in den Sinus eintauchen, den Atemröhren der Autoren.

Die Verwachsung von Dach und Boden der Schalentasche hat noch eine andere Folge gehabt, die Abkapslung nämlich der schlauchförmigen Drüsen in der Umgebung des Pneumostoms. Sie fällt unter denselben Gesichtspunkt, wie die des postpallialen Sinnesorgans.

Für die Lunge ergeben sich somit folgende Veränderungen in der Auffassung:

Lungenhöhle = Mantelhöhle + Divertikel + Luftkammern.
Atemröhren = Schleimdrüsen.

Damit fällt die Ausnahmestellung der Amitose an den Atemröhren weg. Die amitotischen Zellteilungen sind dieselben, die oft genug an Drüsen beobachtet wurden.

Plate hat eine andere konstruktive, durch schematische Zeichnungen erläuterte Ableitung der Büschellunge versucht, die auch in Lang-Heschelers Bearbeitung übergegangen ist. Da sie, meiner Meinung nach mit Unrecht, von der kleinen Mantelhöhle ausgeht, aus der Atemröhren in einzelne Sinus hervorsprossen sollen, bis sich dann die Sinus zu einem gemeinsamen Raume zusammenschließen, habe ich auf die ausführliche Wiedergabe verzichtet.

Anhang. Neuerdings hat Bourne eine interessante Parallele geliefert zu der lokalen Sonderung der Atem- und Schleimzellen.*) Bei dem Prosobranch *Incisura (Scissurella) lytteltonensis* sind die Kiemenblätter, so weit der Wimperstrom reicht, nur mit Atemzellen besetzt. Die secretorischen Zellen sind ans periphere Ende gedrängt, wo sie sackförmige Schleimdrüsen bilden. *Scissurella* ist so altertümlich, wie die Janellen. Beide hatten Zeit, sich in der von ihnen eingeschlagenen Richtung besonders zu differenzieren.

*) G. C. Bourne, On the anatomy and systematic position of Incisura (*Scissurella*) lyttletonensis. Quart. journ. of micr. sc. 55, 1910.

Die beschalten Stylommatophoren.

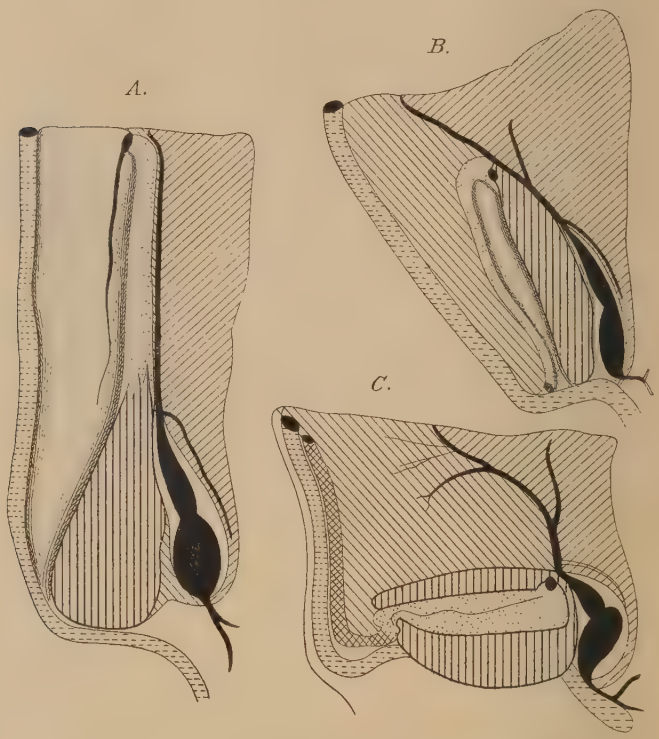
Das Gehäuse bestimmt rein mechanisch oder physiologisch die Lage der Lunge: Der Enddarm liegt in der Sutur, die Lunge daneben, neben dem After liegt das Pneumostom; die der Schale anliegende, an ihr sich verschiebende und sie nie verlassende Mantelfläche der Lunge ist die vascularisierte Atemfläche; ihre Gefäßräume führen im Hintergrunde in die Vorkammer des Herzens. Alles übrige scheint gleichgültig, wenn man noch die histologische Ausbildung, die Ausstattung des Pneumostoms mit Wimperepithel und die Abflachung des Atemepithels zu einem dünnen, permeablen Häutchen ausnimmt. Morphologisch gleichgültig ist also die Beziehung zu den Nachbarorganen, von denen nur die Niere durch den Renopericardialgang an den Herzbeutel gebunden ist. Daß die vordringende Lungeneinstülpung ihr einen sehr verschiedenen Platz angewiesen hat, ist oben erörtert. Bei *Paryphanta* greift nach Beutler die Lunge im Hintergrunde selbst über Pericard und Niere hinweg, so daß diese unter den Lungenboden zu liegen kommen und der Porus des allein ausgebildeten primären Ureters gerade in den letzten Winkel. Weitere Angaben über die Tiefe der Lungenhöhle s. o. Der Wechsel der übrigen Grenzen gegen die Leber, die Eiweißdrüse und den Darm, die in der Peripherie anstoßen, scheint noch nicht Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen zu sein; am Lungenboden oder Diaphragma finden sowohl bei der Ein- und Ausstülpung der Schnecke, wie während des Wachstums, beständig Lageveränderungen statt, ohne Belang für unser Organ.

Semper nahm einen Anlauf, die eigentliche Atemfläche, das Dach der Lungenhöhle morphologisch zu gliedern, indem er die Spindelfläche und die Darmfläche der Lunge unterschied und als Grenze zwischen beiden die Hauptlungenvene nahm, die der Vorkammer zustrebt. Die wichtigsten Differenzen zeigt Textfig. 144. Bei den Schnecken, bei denen eine gerade gestreckte Niere oder ein nicht geknickter Ureter die Lunge durchzieht, würde dann noch ein indifferentes Feld zwischen Niere und Enddarm übrig bleiben, bei Stylommatophoren so gut, wie bei Basommatophoren (*Limnaea, Planorbis, Auricula, Partula, Buliminus*). Indessen sind wir vorhin schon der Auffassung begegnet, daß auch die Gefäße dieses Feldes, selbst da noch, wo sie auf dem Wege zum Herzen eine dünnwandige Niere passieren, sich in schwächerem Grade an der Respiration beteiligen mögen (s. o.). Eine weitere morphologische Zerlegung scheint daher aussichtslos.

Wichtiger ist natürlich die Ausbildung des eigentlichen Atemareals, die mit der Vorwölbung und Verdichtung der Lacunen gegebene Vergrößerung der Oberfläche. Die allgemeine Regel ist wohl die, daß das Gefäßnetz in der Nähe des Pneumostoms am dichtesten und engmaschigsten, ist und daß es nach dem Hintergrunde, dem Herzen zu, allmählich abklingt. Ebenso scheint die Verdichtung, die Zahl der Maschen also, mit der absoluten Größe der Tiere zuzunehmen. Darüber aber, ob

und inwieweit innerhalb der einzelnen Gruppen Besonderheiten stattfinden, fehlt eine planmäßige Untersuchung. Höchstens kann man wohl noch die Tatsache feststellen, daß bei den Gehäuseschnecken eine weitere Komplikation, die durch stärkere sekundäre Erhebung der Atemgefäße und

Fig. 144.



Pallialorgane von A. Buliminus radiatus. B. Glandina. C. Succinea.

Spindelfläche
Darmfläche der Lunge
Niere
Primaerer
Secundaerer Ureter.
Enddarm

alveoläre Gruppierung zu einer schwammartigen Struktur des Atemgewebes führt, noch nicht eingetreten ist; es bleibt auf die flächenhafte Entwicklung beschränkt. Die Beschreibungen im einzelnen entbehren meist der systematischen Durchführung. Von Raubschnecken gibt Strebel Bruchstücke der Lunge von *Streptostyla* und *Glandina*, die eine große Übereinstimmung mit tiefen Helicidenlungen zeigen insofern die

Vascularisierung nach hinten abnimmt. Das Gegenteil kann man etwa aus M. Woodwards Abbildung von *Natalina caffra* herauslesen. Eine Anzahl genauer Bilder geben Pilsbry und Vanatta (Textfig. 145).

Fig. 145.

Pallialorgane nebst Darmtractus von *A. Sonorella huchitana. B. Rumina decollata. C. Achatinella Dolei. D. Partula rosea.* d_2, d_4 zweiter und vierter Darmschenkel. *di* Diaphragma (von den Autoren fälschlich als Mantel bezeichnet). *k* Niere, *p* Pneumostom. *ph* Pharynx. *s.g* Speicheldrüsen. *s.u* sekundärer Ureter. *u* Ureter. Nach Pilsbry und Vanatta.

Bei *Sonorella* (*A*) beschränkt sich das Atemareal streng auf das Feld zwischen Niere und Enddarm, eine Darmlunge nach Semper. Bei *Rumina* (*B*) reicht es beiderseits weit nach hinten. Bei *Partula* (*D*) läßt sich die Lungenvene bloß bis zu dem weit hinten gelegenen Nierenporus verfolgen. Bei *Achatinella* (*C*) zeigt der tief schwarze Mantel nur vereinzelte Gefäße, vom Nierenporus am Pneumostom läuft ein feiner Faden nach rückwärts, und zwischen ihm und dem primären Ureter ziehen helle Streifen herüber, deren Natur indes nicht aufgeklärt ist. Oft finden sich innerhalb einer engeren Gruppe starke Unterschiede, so ist bei *Helix aspersa* die Darm- und Spindelseite stark vascularisiert, im Gegensatz zu *H. hortensis* (XXII 1 und 2). Die Vernachlässigung des Lungenhintergrundes findet gelegentlich in einer Flächenvergrößerung, die auf partieller Verwachsung von Lungendecke und -boden beruht, ihren Ausdruck. Denn nur in diesem Sinne, nicht aber als Mittel zur Vergrößerung der Atemfläche oder zur Steigerung irgendeiner anderen Leistung dürften die Falten zu deuten sein, die v. Ihering aus der Lunge von Südamerikanern beschreibt (Textfig. 136 *B*), und die man an manchen Abbildungen anderer Autoren erblickt.

Das eigentliche Atemepithel mit der maximalen Abflachung ist für die respiratorische Fläche charakteristisch. Aber auch der Lungenboden hat wohl meist Pflasterepithel. Doch ist die Ausbildung an den übrigen Flächen wohl irrelevant. Am Enddarm entlang trägt die Lunge bei *Paryphanta* nach Beutler Cylinderepithel. Diese Schnecke bietet zudem ein Beispiel von einer sehr großen und tiefen Lunge mit sehr schwach entwickeltem Atemgefäßnetz, das hinter dem einer gleich großen *Helix* etwa auffallend zurücksteht. Deschamps meldet bei *Helix, Arion* und *Limax* Cylinderepithel nicht nur von vielen Stellen des Lungenbodens, sondern selbst aus der Fläche des Atemareals heraus da, wo ein großes Gefäß unmittelbar unter der Oberfläche liegt. Wimperung, früher vielfach behauptet, soll in der Lungenhöhle durchaus fehlen.

Mechanik der Atmung.

Das Wesentlichste scheint die feste Adhäsion der äußeren Mantelfläche oder des Lungendachs an der inneren Schalenfläche; sie bleibt konstant, wenn das Tier, wie namentlich in der Winterruhe, sich einschl. des Mantelrandes tiefer in das Gehäuse zurückzieht. Im allgemeinen aber bleibt der Mantelrand, die Kante, in der er mit der Mantelfläche zusammenstößt, am Peristom in unveränderter Lage. Ist der ganze Körper in die Schale zurückgezogen, dann bilden die Lappen des Mantelrandes den Abschluß in der Peristomebene. Kommt jetzt der Körper heraus, wobei der Mantelrand nach wie vor die gleiche Ebene innehält, so muß sich das Pneumostom öffnen, und das Volumen des ganzen ausgestreckten Kopfes und Fußes muß durch eine gewaltige Erweiterung des Lungenraums ausgeglichen werden. Das ist der gründlichste Atemzug, den das Tier vollführt, und

er fällt zusammen mit dem Augenblick, wo es sich zur Locomotion anschickt, also mit dem Augenblicke, wo der stärkste Sauerstoffverbrauch einsetzt. Wie sich weiter im einzelnen der Luftwechsel vollzieht, wieviel dabei auf die Cilien des Pneumostoms, wieviel auf Organverschiebungen entfällt, muß vorläufig mehr erschlossen werden. Es leuchtet ein, daß das muskulöse Diaphragma oder der Lungenboden durch seine Kontraktion auf die Nachbarorgane drücken und den Raum der Atemhöhle erweitern muß, während er beim Nachlassen wieder zusammenschrumpft. Doch sind derartige Bewegungen bisher kaum verfolgt. Die ruhende Schnecke braucht den geringsten Gaswechsel. Gleichwohl sehen wir auch bei ihr oft das Atemloch geöffnet. Die feine, siebartige Durchlöcherung, das sog. Fenster des Schleimdeckels genügt wohl zum Austausch. Ob während der tiefsten Winterruhe die Lungenwände völlig zusammenfallen und alle Luft herausdrängen, bleibt zu untersuchen. Im übrigen muß wohl jede sekundäre Bewegung der wachen, also kriechenden Schnecke, jedes Zurückziehen der Fühler, des Kopfes, vielleicht auch die Peristaltik des Darms, das Hervorstülpen der Begattungswerkzeuge u. dergl. das Volumen der Lunge beeinflussen und den Gaswechsel befördern mit derselben Unregelmäßigkeit, mit der das Pneumostom sich öffnet und schließt. Dabei muß jeder entstehende Spaltraum die allein konstant bleibende Atemfläche mehr freilegen und der Respiration zugute kommen.

Die Limaciden, Halbnacktschnecken und nackten Raublungenschnecken.

Für die Beurteilung der Nacktschneckenlunge dürfte die Erwägung im Vordergrunde stehen, daß mit der Reduktion der Schale die Adhäsionsfläche für das Lungendach mehr und mehr in Wegfall kommt. Damit wird die Mechanik eine andere. Die ausschließliche Bevorzugung der Mantelfläche hört auf, das Atemgewebe tritt auch auf die Seitenwände und den Boden über, es drängt sich gegen das weit geöffnete Pneumostom und wird von außen sichtbar, während man es bei einer Gehäuseschnecke, bei einer *Succinea* z. B., von außen nur durch die durchscheinende Schale wahrnehmen kann.

Als zweites Moment kommt die Verkleinerung des Lungenraums in Betracht, die durch die Reduktion der Spira auf den Kreis des Mantelschildes bedingt wird. Sie dürfte in doppelter Weise ausgeglichen werden, entweder durch Hinausgreifen der Lunge über die Grenzen des Mantelrandes oder durch die intensivere Ausbildung des Atemgewebes zu einem Schwamm von Löchern und Alveolen. Die Entwicklung in letzterem Sinne steht wieder in Abhängkeit von der absoluten Körpergröße, so daß kleine Arten eines Genus eine gewöhnliche Lungenfläche, große Arten derselben Gattung einen dicken Schwamm haben können. Diese Steigerung wird um so notwendiger, als der Atemraum durch mannichfache Umlagerung und Zusammenschiebung von Pallialorganen noch weiter verengert wird,

namentlich Niere und Pericard drängen sich vor unter den Schalenrest und lösen sich mehr und mehr von der Decke los, von der sie schräg oder senkrecht herabhängen und nunmehr auch die Seitenwand der Lungenhöhle bilden helfen. Mit dem Wegfall der Schalensutur fällt auch die feste Lagebestimmung für das Pneumostom fort, es liegt jetzt an der Peripherie eines Kreises, an der es bald weiter vorn sich befindet, bald, je nach den Gruppen, nach hinten rückt (Detorsion) und damit den Ureter in eine Endschlinge legt, die abermals verengernd wirkt auf das Lumen der Lunge. So wird die Lunge vielfach zu dem Teil einer Kreisfläche, aus der durch einen kleineren exzentrischen Kreis, dessen Centrum dem Pneumostom näher liegt, oder durch ein schmäleres längliches Feld von hinten her ein Stück herausgeschnitten ist, es entstehen gewissermaßen zwei Flügel des Lungenraums, hinten vom Pneumostom zwischen die Ureterschenkel, der größere gerade vorn um die Lunge herum. In ihm pflegt das Atemgewebe bald nachzulassen, so daß seine hintere Hälfte glatte Wände aufweist.

Die Halbnacktschnecken bilden den natürlichen Übergang in verschiedener Weise. Formen, wie *Parmarion* oder *Hyalimax*, bei denen noch eine festere und ausgedehntere Schalenplatte vorhanden ist, lassen sich einfach den Gehäuseschnecken anreihen. Eine besondere Stellung nimmt Ostracolethe ein, trotzdem ihre Pallialorgane noch ungenügend bekannt sind. Wiewohl sie über dem Eingeweidebruchsack nach Art einer Gehäuseschnecke noch eine zusammenhängende große Schale hat, so bedingt doch deren Reduktion auf ein dünnes Periostracum und die Zusammendrängung des Kalks auf eine schmale feste Platte eine ähnliche Verengerung des Atemraums, die Lunge scheint zu einer Röhre geworden, die vielleicht den Übergang zu den Janelliden anbahnt (s. o).

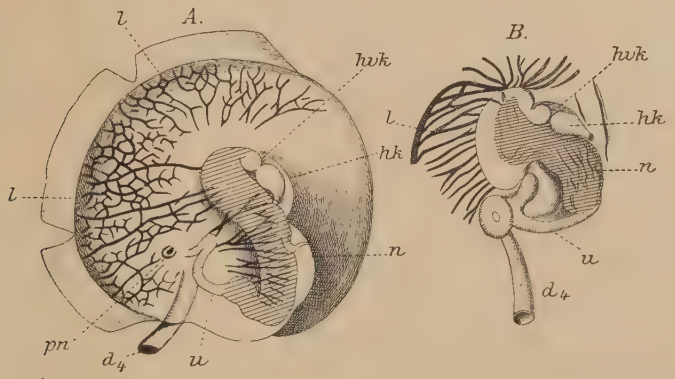
Kleine Limaciden, die Ackerschnecken, *Limax*, *Metalimax*, *Amalia* haben den üblichen Gefäßbaum an der Decke, die Hauptverzweigung neben dem Pneumostom (XXIII, 7). Unterschiede bestehen in dem Überwiegen einiger besonderen Äste und in dem Übergreifen auf den Flügel zwischen den Ureterschenkeln und auf die Niere. Bei den großen Limax-Arten aber steigert sich das Atemgewebe zum Lungenschwamm, und vom ersteren bilden Calugareanu und Dragoin (l. c.) einen Querschnitt ab. Ein äußerst reiches Gefäßnetz an der ganzen Lungendecke, z. T. stark schwammig entwickelt, zeigen die großen Paralimaxarten, bei denen auch der enge rechte Flügel sowohl am Dach wie an den Seitenwänden und am Boden ein dichtes Netzwerk trägt. Wiewohl bedeutend kleiner, hat doch auch das gleichfalls kaukasische *Monochroma* (XXIII, 9) einen weitausgreifenden Gefäßbaum am Dach des Hauptraums, dazu kommen weitere Verzweigungen im rechten Flügel und durch den ganzen linken überall auf das Dach beschränkt. Sie sammeln offenbar das oxydierte Blut und senden es durch die Niere zum Herzen. Beim *Paralimax* fällt die weit über die Schale hinausgreifende Schalentasche auf, die zu der gleichen

Ausdehnung der Atemfläche in Korrelation zu stehen scheint. An *Monochroma* kann man die großen Arten von *Gigantomilax* anreihen (XXIII, 8), bei denen die sekundären Sammelvenen mit ihren Verzweigungen hinter denen von *Monochroma* zurückbleiben, trotzdem die Tiere wesentlich robuster sind. Ein gutes Beispiel für die Abhängigkeit zwischen Atemgewebe und Körpergröße liefern die beiden Verwandten *Parmacella* und *Parmacellila*. Die kleine Raubschnecke hat zwar auch bereits eine relativ reiche Vascularisierung am Lungendach (XXIII, 7), aber bei der großen *Parmacella* wird ein starker Schwamm daraus, und zwar der stärkste, der überhaupt bei Mollusken vorkommt (XXIII, 4).

Andererseits kommen doch auch innerhalb dieser Gruppe bestimmte systematische Differenzen vor. So hat *Parmacella* am Pneumostom das dicke Schwammgerüst, im rechten Lungenflügel zwischen den Ureterschenkeln ist es ringsum, von der Decke bis zum Boden, gut entwickelt, im großen linken Flügel beschränkt es sich auf das Dach und klingt nach hinten allmählich aus. Bei *Urocyclus* dagegen, wo zunächst das Schwammgerüst weniger entwickelt ist, bleibt zwar die Verbreitung des Atemareals dieselbe, doch so, daß es links am Dach ungeschwächt bis zum Hintergrunde ausgebildet ist und ganz scharf abschließt (XXIII, 6).

Die auf den Kaukasus beschränkten limacoiden Raublungenschnecken mit dem verkleinerten Mantel haben zunächst die Merkwürdigkeit, daß

Fig. 146.



Pallialorgane von *A. Phrixolestes*. *B. Hyrcanolestes*. d_4 Enddarm. *hk* Herzkammer. *hvh* Herzvorkammer. *l* Lunge. *n* Niere. *pn* Pneumostom. *u* Ureter. Nach Simroth.

ihre Lunge über dessen Grenzen hinausgreifen muß. Da die Umrisse des Diaphragmas kaum von denen der Limaciden abweichen, liegt der Gedanke nahe, daß ihre Lunge die Grenzen des ursprünglichen Mantelschildes der limaciden Vorfahren bewahrt haben. Der naheliegende Einwurf, daß das Pneumostom nicht mehr am Rande des Lungendachs liegt, wird leicht zurückgewiesen durch die Überlegung, daß es sich mit dem

Schrumpfen des Mantels zugleich verschieben mußte. Immerhin fällt an an der Vascularisierung die starke Abweichung auf. Am geringsten ist sie vielleicht bei *Trigonochlamys* (XX 5), bei der sowohl die Decke wie der größte Teil des Bodens respiratorische Struktur zeigt. Noch strebt eine Hauptvene aus der Umgebung des Pneumostoms dem Herzen zu, außerdem aber entwickelt sich eine ganze Reihe von Sonderzügen. Bei *Pseudomilax*, noch mehr bei *Hyrcanolestes* und *Phrixolestes* (Textfig. 146) streben viele Sammelvenen gesondert für sich am Lungendach der Niere und dem Herzen zu. *Selenochlamys* mit dem minimalen Mantel muß bereits die Niere, noch mehr die Lunge relativ weit über dessen Umfang ausdehnen. Ich sah das Herz hinter der Niere, die Lunge in geringer Ausdehnung vor und über ihr, mit einem Zipfel bis nach hinten herumgreifend.

Es versteht sich von selbst, daß alle diese Verschiebungen, bei denen das Herz nach vorn, der Lungenflügel zwischen den Ureterschenkeln nach hinten rückt, in bezug auf diesen Raum wenigstens Opisthopneumonie bewirken; auf den Ausdruck kommt nichts an.

Mechanik der Atmung.

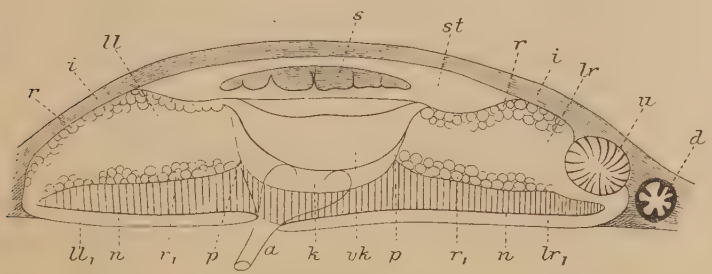
Die möglichste Erweiterung des Pneumostoms, möglichstes Herandrängen der vorderen Atemfläche sind die Hauptbedingungen für den Gaswechsel. Damit aber würde die Luft nicht bis in die entfernteren, oft gleichfalls vascularisierten Teile vordringen. Hier scheint, vom Diaphragma abgesehen, die Fähigkeit des Mantelschildes zu starkem Formwechsel einzusetzen. Gelegentlich sieht man, bei *Amalia* zumal von der Südgrenze ihres Gebietes, rings um das Schälchen den Mantel sich in Form eines hinten unterbrochenen kranzförmigen Wulstes erheben, um so die Atemluft der ganzen Mantelhöhle zuzuführen.

Die Arioniden.

Arion schlägt insofern in seinen Pallialorganen einen ganz besonderen Entwicklungsgang ein, als die anfangs einfache, dann wie gewöhnlich bei den Nacktschnecken durch das Verschieben der Niere in zwei Zipfel gespaltene Lunge ihren hinteren Zipfel außerhalb des Ureters ausdehnt, daher die beiden Nierenschenkel in unmittelbarer Nachbarschaft an der Niere, vom Enddarm aber getrennt liegen (s. o.). Daß dabei schließlich die beiden Lungenflügel die Niere bis zur gegenseitigen Berührung und Verschmelzung umfassen, so daß der Atemraum einen geschlossenen Ring bildet, ist eine sekundäre Steigerung. Charakteristisch ist die vordere Lage des Pneumostoms, sowie die Kürze der Strecke, auf welche sich der Enddarm an die Lunge und den Mantelrand bindet. Bei der Atmung sieht man das Pneumostom weit geöffnet und den Lungenschwamm ihm möglichst genähert. Die Schnecke ist aber auch befähigt, Luft tiefer in die Lungenhöhle hineinzuziehen, wie die oft unregelmäßig buckel- oder wulstförmige Emporwölbung des Mantelschildes beweist.

Anadenus schließt sich an *Arion* an, wenn man etwa annimmt, daß sich die Niere gesenkt und als flacher Kegel auf dem Lungenboden oder Diaphragma ausgebreitet habe, ohne mit ihm zu verwachsen. Daß ein wesentlicher Unterschied besteht, insofern der Ureter nicht geknickt ist, wurde oben erörtert. Wie angenommen werden darf, hat der hintere rechte Lungenflügel bei *Arion* die Öffnung des primären Ureters (die Knickstelle des fertigen Harnleiters) mit nach hinten geschoben, so daß der sekundäre Ureter, zunächst als Rinne, nötig wurde; bei *Anadenus* ist er dagegen am Ureter vorbeigezogen, ohne ihn zu beeinflussen. Die beiden Lungenflügel stoßen schließlich ebenso zusammen und verschmelzen zu einer kreisförmigen Lunge; von der Scheidewand bleibt wieder ein Stückchen erhalten, hinten, wo links vom Herzen ein dünnes Septum sich von hinten her zwischen Diaphragma und Nierenboden ausspannt, um

Fig. 147.



Schematischer Querschnitt durch die Mantelorgane von *Anadenus*. *a* Aortenwurzel. *d* Enddarm. *i* Integument. *k* Herzkammer. *ll* oberer linker Lungenraum. *lr* oberer, lr_1 unterer rechter Lungenraum. *n* Niere. *p* Pericard. *r* respiratorisches Gewebe. *s* Schale. *st* Schalentasche. *u* Ureter. *vk* Vorkammer. Nach Simroth.

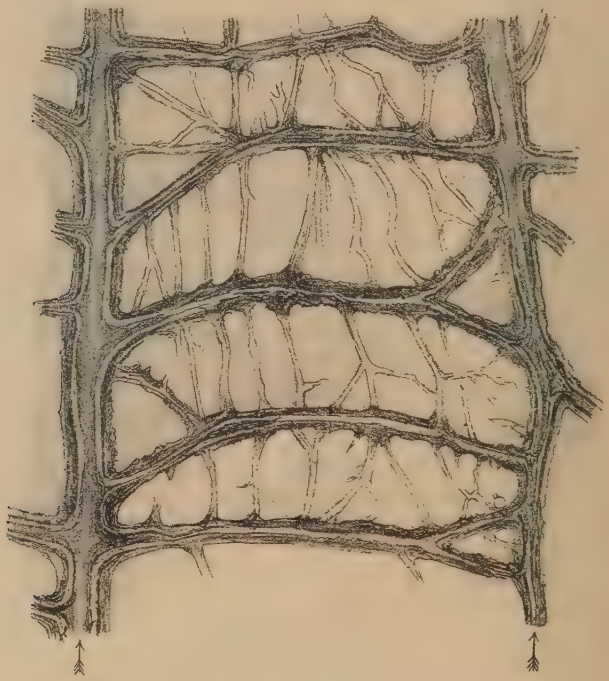
bald zu verschwinden. So wird die Lungenhöhle von *Anadenus* besonders kompliziert, ein oberer ringförmiger Raum greift rings um Pericard und Niere herum, er kommuniziert rings am Rand mit dem unteren, der einen Spaltraum darstellt zwischen Nierenboden und Diaphragma und nur am Hinterrande durch das Septum eine kurze Unterbrechung erleidet. Die Luft tritt nur in den oberen Raum ein, wo sich das Atemgewebe als starker Schwamm an der Decke, d. h. am Mantel und am Boden, d. h. auf der oberen Nierenwand ausbreitet, wie denn auch die großen Arionarten entsprechende Neigung zur Schwammbildung bekunden.

Die zahlreichen amerikanischen Arioniden folgen, soweit bekannt, im Bau der Lunge unserem *Arion*. Für *Ariolimax* zeichnen Pilsbry und Vanatta ein starkes Gefäßnetz an der Decke lediglich vor der Niere. *Oopelta*, die im Bau der Niere und des einfachen Ureters mehr *Anadenus* gleicht, hat doch die Lunge nicht zum Ring geschlossen, ja nur der eine dem Ureter abgewandte Flügel ist respiratorisch, er greift weit vorn rechts

herum um die Niere, das Atemgewebe, in der Fläche entwickelt, beschränkt sich auf die Decke und reicht bei einer Form bis in den äußersten Winkel hinter der Niere, bei einer anderen endet es etwas früher. Die Gefäßverzweigung erinnert an die kaukasischen Raublungenschnecken, insofern als die Hauptvenenströme dem Atrium des Herzen zustreben, ohne sich vorher in einen Stamm zu vereinigen (XXIII, 3).

Philomycus endlich stellt einen eigentümlichen Typus dar insofern, als das Diaphragma als Boden der Schalentasche sich über den ganzen Rücken erstreckt, die Lunge aber sich auf die Umgebung des Pneumostoms

Fig. 148.



Aus der Lunge von *Philomycus*. Original.

und der Niere beschränkt. Hier kann sich die Einstülpung ohne die peripherische Begrenzung frei entwickeln. Sie ergibt einen Sack, der mit zwei Flügeln die Niere umfaßt, ohne daß sie hinter ihr wieder zusammenstoßen. Der größere vordere Raum, der vorn nach hinten sich hinüberschlägt, endet in einem freien Blindsack am weitesten nach hinten, der kleinere zieht weniger weit rechts, gerade nach hinten (XXIII, 1 u. 2). Beide Säcke sind in ihrer ganzen Fläche vascularisiert, am dichtesten der rechte. Eine Anzahl Venenstämme streben unabhängig voneinander dem Herzen zu, die des rechten Flügels haben dabei die Niere zu passieren. Die Wände des Sacks geben gute Gelegenheit, die Gefäße zu studieren (Textfig. 148).

Zwei Stämme zeigen durch ihre Verjüngung in entgegengesetzter Richtung, daß sie verschiedene Bedeutung haben, der eine als Arterie, der andere als Vene. Sie sind durch Quergefäße regelmäßig verbunden. Dazu kommt eine Anzahl schwächerer Gefäßverbindungen in verschiedener Richtung, zum großen Teil den Hauptstämmen parallel. Auch sie kommunizieren vielfach untereinander. Eine Anzahl aber von ihnen geben kurze Zweige ab, die plötzlich aufzuhören scheinen. Sie können ihr Blut nur in lacunäre Räume unter dem Atemepithel ergießen oder aber es von dort aufnehmen, je nachdem sie einer Arterie oder Vene angehören.

Bemerkt mag noch werden, daß nach anderen Darstellungen der Lungensack einheitlich vor der Niere liegt, ohne die hintere Ausstülpung, so bei *Ph. australis* nach v. Ihering. Ich habe mich auf die japanische Art beschränkt, die ich am genauesten untersuchte.

Die Testacelliden.

Daudebardia, *Libania* und *Testacella* bilden eine Reihe, bei der die Schale durch die Ausbildung des Vorderkörpers, namentlich des Pharynx, ans Hinterende und schließlich vom Rücken aus in eine steilere Lage gedrängt wird unter allmählicher Größenabnahme. In letzterer Hinsicht sind allerdings die Testacellen für sich in eine Reihe zu ordnen, so daß bei *T. Maugei* das Gehäuse noch den halben Rücken bedeckt und bei *T. Gestroi* das Extrem der Verkürzung erreicht. Ein zweiter Punkt, der in mehrfacher Hinsicht wichtig erscheint, liegt in der Konstanz der Lage, welche die Schale gegenüber den Weichteilen einnimmt. Jede Spur von Ein- und Ausstülpung hat aufgehört, der Peristomrand liegt fast in dem Falz des Mantelrandes, jede Verschiebung der Mantelfläche gegen die Schale ist ausgeschlossen. Damit wird der Mantelbruchsack in seinen Umrissen fixiert, und die Pallialorgane sind gezwungen, bei ihrer Vergrößerung aus ihm herauszutreten. Bei *Daudebardia* erfüllt noch ein Leberläppchen die Gehäusespitze, bei *Testacella* ist die Leber ganz aus der Schale nach vorn verdrängt, und in die Schalenspitze ist die Lunge vorgedrungen.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Daudebardien (einschl. *Libania*) und den Testacellen liegt in der stärkeren Einstülpung der Mantelhöhle bei den letzteren. Das Pneumostom der Daudebardien liegt, wie gewöhnlich, frei im Mandelrand, wo der übliche Pneumostomschlitz einen vorderen (d. h. linken) und einen hinteren (d. h. rechten) Nackenlappen scheidet. Bei den Testacellen dokumentiert sich die Neigung zu stärkerer Retraktion der Lunge durch die Vertiefung der Mantelhöhle zu einem peripallialen Raum, in dessen Grunde erst das Pneumostom, das jetzt als einfache, kaum durch einen besonderen Sphinkter umschlossene Öffnung erscheint, den Übergang von der Mantelhöhle in die Lungenhöhle vermittelt. Der peripalliale Raum, der sich unter dem Peristomrand der Schale bis nach links hinüberschlägt, ist rechts am tiefsten und kann hier zu einer Höhle völlig abgeschlossen werden, indem der Mantelrand

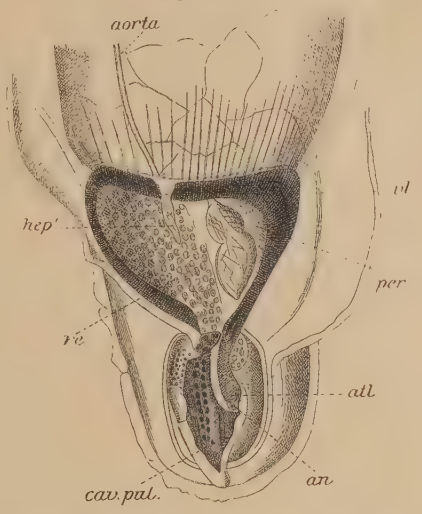
sich fest auf das benachbarte Integument preßt. Ja diese Höhle kann einen neuen Ausgang gewinnen am Vorderrand der Schale, wo in der Medianlinie des Rückens Nacken- und Genitalrinnen gemeinsam entspringen. Die kontrahierte und gereizte Schnecke vermag die Exspirationsluft, die mithin den peripallialen Raum oder die Mantelhöhle vom Pneumostom aus durchstreichen muß, an dieser Stelle, wo die erwähnten Schleimrinnen eine Vertiefung bilden, herauszublasen. Sie läßt dann den Schleim blasig aufquellen, vielleicht als ein besonderes Verteidigungsmittel. Man könnte von einer zweiten Atemöffnung reden, wobei noch festzustellen bliebe, ob sie auch zur Inspiration gebraucht werden kann.

Mit dieser verschiedenen Ausbildung der Mantelhöhle hängt die wechselnde Lage der Leibesöffnungen zusammen. Bei *Daudebardia* nimmt ein etwas verlängerter Atemgang die aus Enddarm und Ureter verschmolzene Cloake auf, bei *Libania* ist die Cloake völlig vom Atemgang getrennt, bei *Testacella*, welcher der sekundäre Ureter fehlt (s. o.), mündet der After unmittelbar hinter dem Pneumostom in die Mantelhöhle.

Bei *Daudebardia* und bei *T. Maugei* liegen Niere, Pericard und Atemgewebe noch einfach an der Decke der Lungenhöhle; bei den übrigen wölben sie sich vor, unter gleichzeitiger Erweiterung des Lungenraums über die Grenzen von Schale und Mantel hinaus, also in ähnlicher Weise, wie bei den Nacktschnecken. So kommen bei *Libania* Ureter, Niere und Pericard untereinander zu liegen, indem gleichzeitig die Lunge als schmaler Spaltraum rechts und links an den Seiten des Körpers herabzieht, so daß das Diaphragma eine von der Leber ausgefüllte Glocke bildet. Plate bezeichnet diese Erweiterung des Lungenraums als Luftsäcke, Lacaze-Duthiers redet von supplementären Räumen. Bei den Testacellen greift der Spaltraum nicht an der linken Körperseite nach hinten, sondern an der rechten, hier aber besonders weit, ventral bis über die Körpermitte hinüber, dazu dorsal und rechts seitlich, hier unter Umständen bis zur Längsmitte des Tieres, so daß man einen dorsalen, einen seitlichen und einen ventralen Luftsack unterscheiden kann. Sie bleiben nach Plate enge Spalten, nur bei jüngeren Tieren ergeben Querschnitte eine beträchtliche Erweiterung des seitlichen Sacks. Im Leben werden wohl allerlei Bewegungen der verschiedenen Organe auch gelegentlich Luft in die anderen Räume einsaugen, wie ja auf solche Wirkung wohl zum guten Teil die Entstehung der Erweiterungen zurückzuführen ist. Charakteristisch ist für die Testacellen die Nötigung, mit der Verkleinerung von Schale und Mantel für Herz und Niere Raum zu schaffen; sie springen nicht nur frei von der Decke in die Lunge vor, sondern dehnen sich auch nach vorn in den oberen Luftsack aus, und da kommt wieder eine Komplikation dadurch, daß der feste Mantelverschluß, mit der sekundären Atemöffnung auf dem Rücken, für die an der Haut darunter befestigten Organe eine Einschnürung setzt. Sie macht sich an der Niere sehr bemerkbar, während das Herz durch seine Pulsationen sich

wohl selbst befreit und vor den Mantelrand geschoben hat (Textfig. 149). So rücken diese Organe immer weiter nach vorn, während die Lunge oder doch das eigentliche Atemgewebe im Hintergrunde, d. h. in der Nachbarschaft des Pneumostoms zurückbleibt. Die Opisthopneumonie wird immer schärfer. Dazu tritt noch der Zug, den die mit dem Vorderkörper verlängerte Aorta ausübt; er unterstützt nicht nur die Verlagerung des Pericards, sondern bewirkt schließlich auch das Vorrücken des an der Aorta liegenden Ventrikels vor das mit dem Atemgewebe zusammenhängende Atrium. Das Atemgewebe tritt nicht in die Erweiterungen über, in der Nähe des Pneumostoms aber steigert es sich auch hier zum Schwammgerüst. Das Athemepithel ist flach nach der Norm. An den übrigen Teilen wechselt es in der Höhe, Flimmerepithel dient besonders zum Ausleiten des Harns. Höchst auffällig aber ist das Vorkommen von Calottenzellen auch außerhalb des Harnleiters. Doch kann daraus wohl um so weniger eine morphologische Konsequenz abgeleitet werden, als in derselben Familie auch Harnleiter sich finden mit einfachem Wimperepithel ohne Calottenzellen.

Fig. 149.



Testacella haliotidea. Lungenhöhle und Luftsack von oben geöffnet. *an* After. *atl* Atemloch. *cav.pul.* Lungenhöhle. *hep'* Leberzipfel. *per* Pericard. *re* Niere. *vl* vorderer Luftsack. Nach Plate.

Als höchst merkwürdiger Charakterzug lediglich der Testacellen ist früher bereits Plates Entdeckung einer echten osphradialen Leiste auf dem Boden der Lungenhöhle gewürdigt worden. Sie deutet wohl einerseits das altertümliche Wesen der Tiere an, andererseits legt sie die Vermutung nahe, daß hier, wo palliale Einstülpung besonders hervortritt, die ganze Lungenhöhle oder doch ein Teil von ihr als einfache Mantelhöhle zu gelten habe.

2. Adaptive Kiemen.

Neubildungen zum Zweck der Wasseratmung scheinen auf den Mantel beschränkt. Man kann sie in äußere und innere trennen, von denen die letzteren sich auf *Siphonaria* beschränken.

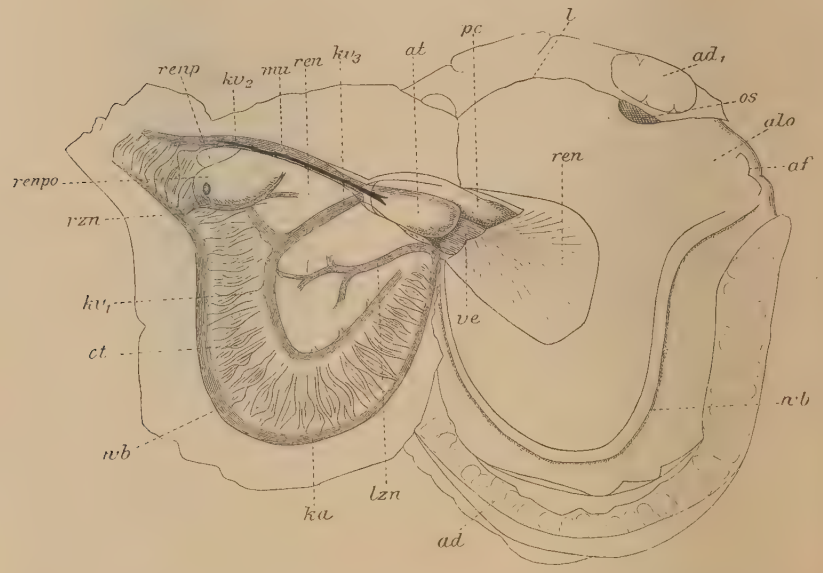
α) Die Atemhöhle von *Siphonaria.*

Unten den Beschreibungen von Quoy und Gaimard, Hutton, Haller, Köhler, Pelseneer ist die von Koehler die ausführlichste

und zeigt zugleich, daß zwischen einer Anzahl von Arten nur nebensächliche Unterschiede bestehen. Daß Luft in die Atemhöhle eintreten kann, zeigt Hutton. Der vordere Teil des Dachs des Raums, vor und auch noch hinter der Niere, dient dann als Lunge. Der Rinne, die sich am Hintergrunde am Dach ausspannt, wird durch zwei Wimperwülste vom Pneumostom her Wasser zugeführt. Im einzelnen etwa so (Textfig. 150):

Daß die Niere sich mit einem mehr weniger umfänglichen Lappen auf den Boden des Atemraums herabschlägt, wurde früher erwähnt. An

Fig. 150.



Siphonaria pectinata L. Das Dach der Atemhöhle ist vorn, rechts und hinten abgelöst und nach links hinübergeschlagen, das Pericard geöffnet. *ad* Schalenmuskel. *af* After. *alo* Atemloch. *at* Vorkammer. *ct* Kieme. *ka* zuführendes Kiemengefäß. kv_1, kv_2, kv_3 abführende Kiemengefäße. *l* Lunge. *lzn* linkes zuführendes Nierengefäß. *mu* Muskel in der Kiemenvene. *os* Osphradium. *pc* Pericard. *ren* Niere. *renp* Nierenpapille. *renpo* Nierenporus. *rzn* rechtes zuführendes Nierengefäß. *wb* Wimperband. Vergr. 6 : 1. Nach Köhler.

ihrem linken Rande liegt das Herz. Das Dach der Höhle trägt das übliche flache respiratorische Epithel und ist vor der Niere von Lacunen durchzogen, die vorwiegend von der vorderen Peripherie gegen die Niere zustreben, hinter der Niere bilden sie mehr ein maschiges Netzwerk. Hinter diesem Feld zieht der hinteren Peripherie entlang die sichelförmige Kieme vom Pneumostom bis zur linken Nierenspitze. Im hinteren Umfang verläuft der zuführende Blutsinus oder die Kiemenarterie, im vorderen die Kiemenvene. Beide sind nicht nur an der Kiemenspitze, sondern schon vorher durch eine Querbrücke verbunden, wie denn auch

von der sichelförmigen Kiemenvene verschiedene Venen, z. T. die Niere durchsetzend, dem Herzen zustreben. Ihr lacunärer Charakter ergibt sich aus Längsmukelbändern, die ihr Lumen durchziehen. Die Kieme besteht aus dreieckigen Blättern, deren Basis am Dach befestigt ist, während die Spitze frei in die Atemhöhle hineinhängt. Kleinere und größere Kiemenblätter wechseln miteinander ab. In der Jugend sind sie einfach, später vergrößert sich ihre Oberfläche durch sekundäre Falten. Unter der Kieme zieht, nahe dem hinteren Umfange der Atemhöhle, ein niedriges Wimperband entlang, das an der hinteren Nierenspitze auf das Dach übertritt und auf der Kiemenarterie gegen das Pneumostom zurückläuft. Koehler, der *Siphonaria* zu den Opisthobranchien stellen will, bemüht sich, die Kieme von deren gleichnamigem Organ abzuleiten. Liegt es nicht näher, die Parallele zu suchen in dem hinteren Lungenraum von *Planorbis corneus* (s. o.), wobei das Wimperband oben und unten den ganz ähnlich verlaufenden, den Raum abschließenden Hauptfalten entsprechen würde? Am auffallendsten ist es vielleicht, daß nach Plate bereits *Chiline* am Enddarm entlang eine solche Falte trägt, die im Hintergrunde der Atemhöhle auf den Mantel übertritt und an der Niere entlang wieder zum Atemloch zieht. Vermutlich liegt hier die Wurzel für die verschiedenen Vorkommnisse.

β) Äußere Kiemen.

Mantelanhänge, die zur Wasseratmung dienen, finden sich bei Basommatophoren und Oncidiiden.

Basommatophoren.

Wenige Basommatophoren scheinen besondere Einrichtungen zur Wasseratmung ganz zu entbehren, in erster Linie *Physa*, s. *Aplexa hypnorum*.

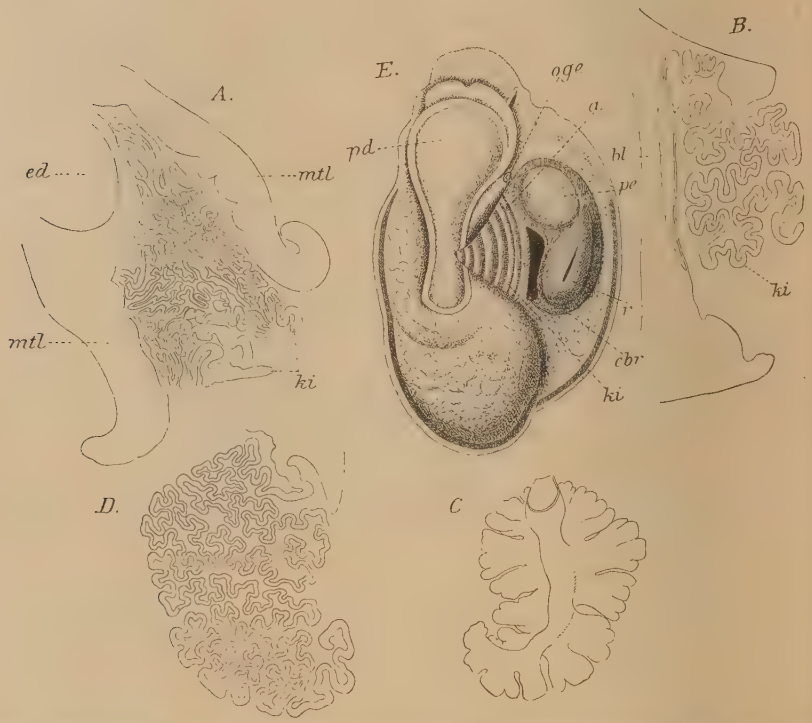
Bei den Ancyliden *Ancyclus* und *Gundlachia* ist anderseits der seitliche Mantellappen das einzige lokalisierte Respirationsorgan. Dafür, daß es auch in der Luft funktionieren kann, spricht vielleicht Leydigs Beobachtung, wonach *Ancylus* sich an Wasserfällen an Stellen aufhält, die nur gelegentlich Spritzwasser erhalten. Es kommt wohl nur auf die Sättigung der Luft mit Wasserdampf an, wie sonst in der Lungenhöhle.

Neben der Lungenhöhle entwickelt sich derselbe Mantellappen zum echten Atemorgan bei großen *Planorbis* und *Pulmobranchia* (*Isidora*). Bei *Planorbis* wird der ohrförmige Lappen groß, sobald das Tier unter Wasser kriecht. Dann sieht man an jedem Rande einen Sinus, beide miteinander durch ein Gefäßnetz verbunden. Man kann die Schnecke völlig unter Wasser erhalten bei genügender Sauerstoffzufuhr. Bei *Pulmobranchia* wird derselbe Lappen zu einer außerordentlich großen, dünnen und vielfach gefalteten Membran (Textfig. 151).

Miratesta, *Protancylus* und *Ancylus Moricandi* stellen eine andere Reihe dar, bei denen entsprechende Erweiterung des Lappens vorkommen, doch

ohne gleichzeitig vorhandene Lungenhöhle. Bei *Protancylus* haben wir den Querschnitt von Sarasins, die Kieme ist eine reich gefaltete Lamelle. Das Gleiche ist zu erschließen von *Ancylus Moricandi* nach der Totalansicht, die v. Ihering gibt. Bei *Miratesta* (Textfig. 151) ist es eine Anzahl Lamellen, deren Falten sich zwischen einander schieben. Sie stellen in-

Fig. 151.



Adaptive äußere Kiemen von Basommatophoren. *A.* Querschnitt durch die Kieme von *Miratesta*. *B.* von *Protancylus*. *C.* Kieme von *Pulmobranchia (Isidora)*. *D.* Querschnitt durch diese. *E. Ancylus Moricandi* von unten. *a* After. *bl* Sinus. *cbr* Mantelhöhle. *ed* Enddarm. *ki* Kieme. *mtl* Mantel. *oge* Geschlechtsöffnung. *pd* Fuß. *pe* Pericard. *r* Niere. *A* und *B* nach Sarasin. *C* und *D* nach Pelseneer. *E* nach v. Ihering.

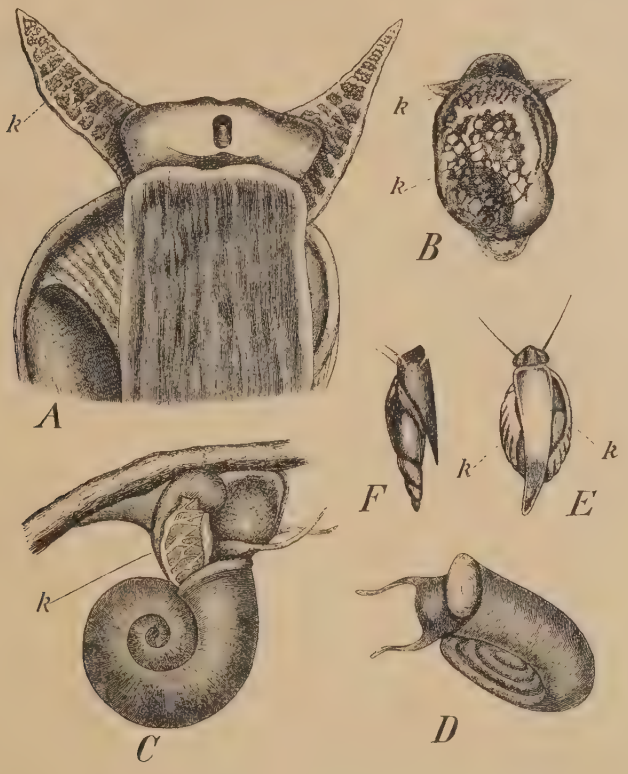
sofern eine Abweichung dar, als sie über dem unteren Mantellappen aus der Haut entspringen.

Eine andere Kategorie bilden lokale Erweiterungen des Mantelrandes ohne Rücksicht auf die Lage des Afters und Pneumostoms. Hierher gehören die fingerförmigen, sehr kontraktilen Fortsätze des rechten und linken Mantelrandes, die sich bei *Physa* auf die Schale hinaufschlagen (Textfig. 152 *E*), und die ebenso kontraktile Erweiterung, die bei *Amphiplea* die ganze Schale bis auf einen freibleibenden Porus bedeckt (Textfig. 152 *B*).

Weiterhin kommt der ganze Mantelrand in Frage, der bei manchen Basommatophoren besonders reich vascularisiert ist. Von *Protancylus*

geben Sarasins einen entsprechenden Schnitt durch den gefalteten, überreich von Lacunen durchsetzten rechten Mantelrand. Nach André atmet *Ancylus* in erster Linie durch den Mantelrand. Hierher gehört wohl

Fig. 152.



Palaearktische Basommatophoren. *A* Vorderende von *Limnaea stagnalis*, an der Oberfläche gleitend. *B Amplipeplea*. *C Planorbis corneus*, unter Wasser. *D* Derselbe, an der Oberfläche, mit geöffnetem Pneumostom. *E Physa fontinalis*. *F Physa* (*Aplexa*) *hypnorum*. *k* Adaptive Kiemen. Nach Simroth.

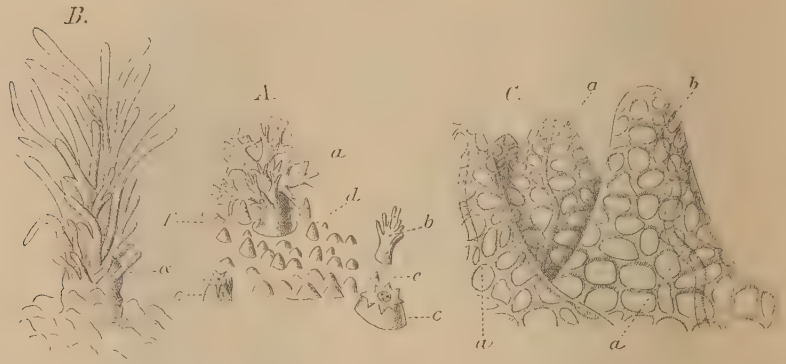
Limnaea. Von *Gadinia* giebt Pelseneer ebenfalls einen lacunenreichen Mantelrand an.

Oncidiiden.

Lediglich bei der Gattung *Oncidium* kommen Rückenwarzen vor, die mit dehnbaren, schlauchartigen Papillen besetzt sind und als Kiemenbäumchen gelten. Seit Cuvier bekannt, sind sie von Quoy und Gaimard, Bergh, Semper, Plate wieder beschrieben worden. Plate fand von 19 beschriebenen Arten 5 mit Kiemen ausgestattet. Dabei scheint nicht nur die absolute Größe des Tieres maßgebend, die ja notwendiger-

weise wegen des ungünstigen Verhältnisses zwischen Masse und Oberfläche zunächst zur Erweiterung der Atemfläche disponieren muß, sondern auch das viel kleinere *O. branchiferum* trägt etwa ein Dutzend solcher Kiemenbüschel am Hinterrande des Mantels. Bei *O. Peroni Cuv.* (= *O. tonganum Quoy et Gaimard*) sind sie über das ganze Notum verteilt, bei

Fig. 153.



Rückenpapillen von *A Oncidium verruculatum*. *a—e* verschiedene Stufen. *B. Oncidium Savignyi* (5 : 1). *C. Oncidiella celtica*, injiziert. *a* centrale, *b* peripherische Lacunen. *A* und *B* nach Plate. *C* nach Joyeux-Laffuie.

O. verruculatum stehen sie nur auf dessen letzterem Viertel. Ihre Entwicklung aus gewöhnlichen, mit kleineren Papillen besetzten Warzen läßt sich durch alle Übergangsstufen verfolgen. Schließlich kommen wohl 50 Schläuche auf ein Kiemenbüschel (Textfig. 153).

3. Hautatmung.

Von *Limnaea* wissen wir seit Siebold und Pauly, daß sie unter Wasser bei geschlossenem Pneumostom aushalten kann. Dann übernimmt die ganze Haut anscheinend die Respiration. Besonders ausgebildet für diesen Zweck erscheinen aber die breiten Tentakel, deren reiche Gefäßverzweigung bei helleren Exemplaren durchschimmert. Die beiden Randlacunen mit ihren Verbindungen geben eine typische Kieme (Textfig. 152 *A*.

Chiline ist eine Form, bei der das Hautepithel von dem der Mantelhöhle nicht abweicht. Dementsprechend soll die Atemhöhle für die Respiration nicht mehr Bedeutung haben, als das ganze Integument schlechthin.

Hier erhebt sich die schwierige Frage nach dem Wert des Epithels für die Atmung schlechthin. In welcher Struktureigentümlichkeit soll die Fähigkeit begründet liegen? Soll der Gaswechsel in der Luft so viel schwerer vor sich gehen, daß dazu erst die äußerste Abflachung des Epithels nötig ist, wie sie die Atemfläche der Lunge zeigt? Kann die dünne Schleimschicht, welche die Haut auf dem Lande feucht erhält,

Gase so wenig absorbieren, da doch wenigstens manche Autoren (s. o.) die Feuchterhaltung der respiratorischen Lungenfläche durch eingestreute Schleimzellen für unumgänglich nötig halten, und die letzten Enden der Lunge bei den Janelliden echte Schleimdrüsen sind? Wenn die Haut aber im Wasser die Atmung ohne weiteres vollziehen kann, und die adaptiven Kiemen in der Tat kaum eine andere Umwandlung zeigen, als stärkere Vascularisierung, ist es dann bloß die von terrestrischen Verfahren her ererbte Gewohnheit, welche das Groß der Basommatophoren zwingt, zur Respiration jedesmal schwerfällig an dem Wasserspiegel emporzusteigen? Wenn umgekehrt ein feuchtes und lacunenreiches Epithel auch auf dem Lande zur Atmung befähigt sein sollte, dann wäre die Haut der großen Limaciden, auch wohl die Arioniden, dafür geradezu prädisponiert, da sie auf den geringsten äußeren Lufthauch hin ein pulsierendes Spiel unterhält und Blutwechsel bewirkt. Gleichwohl scheint hier die Lunge unerläßlich. Die Frage spitzt sich am schärfsten zu bei den Vaginuliden. Wer mit Pelseneer ihre sogen. Lunge für den letzten Ureterabschnitt hält, muß die allgemeine Respiration dem Integument zuschreiben, wobei notwendigerweise die Sohle mit ihrem dicken Epithel ausscheidet. Aber wer auch noch an der Deutung des Raums als Lunge festhalten will, muß doch zugeben, daß ihr gar nicht oder kaum erniedrigtes und nur spärlich mit Blut versorgtes Epithel schwerlich genügt für den respiratorischen Gaswechsel. Und die Lage des Herzens, welches sein Blut aus dem dicken Notum und dem Perinotum bezieht, deutet eine solche Funktion der Rückenhaut an. Andererseits ist diese bei manchen Arten so dicht mit komplizierten Drüsen ausgestattet, daß dazwischen kaum respiratorischer Raum frei bleibt. Bei der australischen *Vaginula Hedleyi* schien mir die Lösung darin gegeben, daß die Drüsen zu langen, z. T. kommunizierenden Schläuchen geworden waren, die, der Drüsenzellen entbehrend, mit flachem Epithel ausgekleidet sind. Ihre Lage ist vorwiegend im Perinotum (XXII 5 u. 6). Plate widerspricht meiner Auffassung, weil er bei der chilenischen *V. Gayi* nur die gewöhnlichen Drüsen gefunden hat. Als ob das ein Beweis wäre! Er ist um so hinfälliger, als ich jene Schläuche ausdrücklich im Gegensatz zu den gewöhnlichen Drüsen gestellt hatte, die ich gleichzeitig von mehreren anderen Arten beschrieb. Höchstens wäre auf die nicht übermäßig günstige Konservierung der australischen Form hinzuweisen.*) Vielleicht ist es umgekehrt angezeigt, weiterzugehen und auch einem guten Teil der gewöhnlichen Drüsen respiratorische Funktion zuzuschreiben, denn sie sind Schläuche, von einem flachen Epithel ausgekleidet, das erst von subepithelialen Drüsen durchbrochen wird (s. o.) Die Verwendung auch nur des größeren Teils der Drüsenschläuche für die Respiration würde deren Fläche bedeutend erweitern. Die Atmung

*) Das Material war mir von Herrn Hedley nur feucht, in alkoholgetränkter Watte übersandt worden.

der Vaginuliden bietet noch breiten Raum für eine ausführliche Untersuchung in den Tropen, die um so wichtiger erscheint, als die großen *Vaginula*-Arten Brasiliens mit mehr als 50 g Körpergewicht aus Alkohol zu den schwersten Landschnecken schlechthin gehören.

Weiteres s. u. unter 4.

Rein historischen Wert hat die Hypothese Sochaczewers, wonach die Fußdrüse der Stylommatophoren als Geruchsorgan der Luft zugänglich wäre.

4. Die Atemgröße.

Exakte Bestimmungen über den Luftverbrauch während der Atmung liegen nur spärlich vor, wenn auch gerade aus früherer Zeit schon bestimmte Angaben stammen, die bereits Keferstein zitiert. Nach Treviranus braucht *Limax* in einer Stunde 0,27—1,94 ccm Sauerstoff, *Helix* 0,27—0,39. Der Atemprozeß ist sehr abhängig von guter Nahrung und zusagender Wärme.

Yung (1060) stellte die Zeit fest, welche einige Stylommatophoren aushalten können, bis sie ersticken, sei es durch Untertauchen in Wasser, sei es im Vacuum unter der Luftpumpe. Große Weinbergschnecken ertragen das Untertauchen besser als kleine, und beide sind während der Winterruhe widerstandsfähiger als während des Sommers. Große starben im Sommer spätestens nach 50 Stunden, im Winter nach 80—90 Stunden. *Arion* erstickt im allgemeinen schneller als *Helix*. Unter der Luftpumpe hält er 5 Tage aus. Ähnlich fand ich Vitrinen und Hyalinen in abgekochtem Wasser noch nach mehreren Tagen vollkommen lebensfähig (s. u.).

Marguerite Bellion*) konstatierte eine fortdauernde Abnahme in der Abgabe von Wasserdampf und Kohlensäure während der Winterruhe bei der Weinbergschnecke, wie schon früher Delacroix schnellere Kohlensäureabgabe bei steigender Temperatur auch bei eingedeckelten Schnecken konstatiert hatte. Anfangs fallen die respiratorischen Quotienten am schnellsten. In den Geweben häuft sich dabei Kohlensäure an, während der Sauerstoffgehalt sinkt.

Besonders umsichtige und exakte Versuche an Nacktschnecken verdanken wir Künkel (546). Er sorgte zunächst für einen gleichen Wassergehalt der zu prüfenden *Limax*, was er durch Hunger und regelrechtes Tränken am Abend erreichte. So erhielt er Tiere von 1,025 bis 1,030 spez. Gew. Sie kamen dann, unter weiteren Cautelen gegen Vertrocknen, in verschieden große Gläser, die luftdicht verschlossen und bei einer Temperatur von 19° im Dunkeln aufbewahrt werden. Anfangs saßen sie mit weit geöffnetem Pneumostom an der Wand, bis sie schließlich schlaff asphyktisch herabglitten. Dann gleich an die Luft gebracht, leben sie gleich wieder auf, nach $6^1/_2$ Stunden Asphyxie brauchen sie zum Wieder-

*) Marguerite Bellion, Note sur l'hibernation de l'escargot (*Helix pomatia L.*). Compt. rend. de la soc. de biol. LXVI 1909. S. 964—966.

erwachen 4—5 Stunden. Nach 7—7½ stündiger Asphyxie sind sie tot. Die ersten Lebenszeichen bestehen in einem schwachen Pulsieren der Runzeln. Die Bewegungen beginnen am Mantel und schreiten nach hinten fort, so zwar, daß sich die Runzeln zuerst nach der Seite voneinander entfernen, um sich dann in der gleichen Reihenfolge wieder zusammenzuziehen. Dabei sind die Schnecken noch schlaff; erst nach 2—5 Stunden werden die Runzelbewegungen kräftiger und die Tiere zum Kriechen fähig.

Die folgende Tabelle gibt die Grundlage für die Berechnung des Luftverbrauchs von *Limax flavus*.

Volumen der Schnecke ccm	Luftvolumen ccm	Verbrauchszeit Stunden	Luftverbrauch in 24 Stunden ccm	100 ccm Luft reichen Stunden	1 ccm Schnecke verbraucht in 1 Stunde ccm
0,65	17	73	5,589	429	0,358
0,45	14	87	3,862	621	0,357
2,40	66,6	77½	20,624	117	0,358
2,00	63	88	17,181	139½	0,358
3,60	81,4	63	31,009	77	0,359
3,60	276	220	30,109	79¾	0,358
3,60	273,4	115	56,565	42½	0,357
3,80	275,8	202	32,708	73½	0,358

Wie sich also mit größter Genauigkeit ergibt, verbraucht 1 ccm *L. flavus* pro Stunde die mäßige Menge von 0,36 ccm Luft; das Verhältnis bleibt dasselbe bei kleinen und großen Tieren. Allerdings kann man einschränkend noch darauf hinweisen, daß die Tiere während des Experiments in Ruhe verharrten. Es käme darauf an, den Versuch auf kriechende Schnecken auszudehnen, wozu vorläufig geringe Aussicht ist.

Auf Grundlage des Verhaltens der asphyktischen *Limax* ließ sich aber die Frage der Hautatmung entscheiden. Unter Wasser gebracht, schließt die Schnecke konstant ihr Pneumostom. Nach Verbrauch der Atemluft in der Lungenhöhle erschlafft sie und wird asphyktisch, und zwar gleichgültig, ob frisches oder abgekochtes Wasser genommen wird — nach Verlauf einer Stunde. Diese asphyktische Schnecke verhält sich genau wie die in verbrauchter Luft erschlaffte, sie erholt sich ganz der gleichen Weise, wenn sie spätestens nach 6½ Stunde aus dem Wasser genommen wird. Die Tatsache, daß auf Sauerstoffgehalt oder -mangel im Wasser dabei nichts ankommt, beweist, daß die Schnecke aus dem Wasser keinen Sauerstoff aufzunehmen vermag. Hautatmung im Wasser ist bei *Limax* ausgeschlossen. Das Umgekehrte folgt aus dem Verhalten der asphyktischen Schnecken in der Luft. Die Pulsation in den Rückenwurzeln tritt ein bei völlig geschlossenem Pneumostom. Es vergeht indes eine Zeit, oft von einer Stunde, bis sie überhaupt beginnen. Das Pneumostom öffnet sich erst, wenn die Haut schon kräftig pulsiert. Die Erklärung liegt darin, daß zuerst das Blut in den Runzeln wieder

Sauerstoff aufnehmen muß, und das geschieht zunächst in der Umgebung der Lunge, d. h. da, wo die Desoxydation, die zur Asphyxie führte, zuletzt eintrat, also auch am unvollständigsten war und deshalb zuerst wieder aufgehoben werden kann. Kurz das Ergebnis lautet: *Limax* ist imstande, Sauerstoff aus der Luft durch die Haut aufzunehmen.

Übersicht.

Der Sauerstoff der Pulmonaten ist gering, er sinkt während der Ruhe, am tiefsten im Winterschlaf.

Das wesentliche Atemorgan ist die Lunge. Sie wird rudimentär bei den altertümlichsten, den Atopiden und Vaginuliden, bei den ersteren verschwindet sie völlig. Dafür tritt Hautatmung ein. Die Fähigkeit, Sauerstoff aus der Luft aufzunehmen, ist um so höher ausgebildet, je mehr die Haut pulsierende Runzeln entwickelt, d. h. bei allen größeren Pulmonaten des Landes, sie geht also mit dem Körperumfang parallel.

Bei allen beschalten Pulmonaten beschränkt sich die respiratorische Fläche, durch reiche Vascularisierung und abgeflachtes Epithel gekennzeichnet, auf das Dach der Atemhöhle. Der tiefste Atemzug fällt mit dem Herauskommen aus dem Gehäuse zusammen. Regelmäßig wechselnde Atemzüge scheinen nirgends ausgeführt zu werden.

Bei den Nacktschnecken wird die Verkleinerung der respiratorischen Fläche an der Decke durch Übergreifen auf andere Teile der Lungenhöhle und vielfach durch schwammartiges Gefüge ausgeglichen.

Bei den Janelliden, wo der Mantel, d. h. der Boden der Schalentasche bis auf die abgekapselten Schalenreste mit dem Dach der Tasche verwächst und der Mantelrand verschwindet, steht die Lungeneinstülpung steiler zur Oberfläche, die peripherischen Vorsprünge der Lacunen verschmelzen miteinander, so daß die Atemfläche ein Röhrensystem bildet. Die Schleimzellen werden an die äußerste Peripherie gedrängt und bilden Drüsenschläuche, die in den Sinus tauchen. Die reiche Schleimabsonderung ist ihnen eigentümlich.

Bei erweitertem Mantel bildet die Atemhöhle einen freien, rings vascularisierten Sack, der sich zu beiden Seiten der Niere ausbreitet: Philomycus. Die hintere Aussackung greift bei den Arioniden überhaupt hinter dem sekundären Ureter herum und vereinigt sich bei vielen zu einer ringförmigen Lungenhöhle um die Niere.

Bei verkleinertem Mantel, ebenso bei der klein bleibenden Schale der Testacelliden greift die Atemhöhle über den Mantelrand hinaus. Die endständige Lage der Testacellidenschale führt zu Opisthopneumonie. Ihre Mantelhöhle stülpt sich am tiefsten ein und bildet noch einen peripallialen Vorraum vor dem Pneumostom.

Das Pneumostom, das als sekundäre Falte in der Ontogenie die Lungenhöhle abschließt, setzt nicht durchweg in gleicher Höhe ein, sondern läßt das Osphradium bald außerhalb in der Mantelhöhle, bald verlegt es

dasselbe in die Lunge. So erscheinen auch in dieser Hinsicht die Lungen keineswegs durchweg morphologisch gleichwertig und homolog.

Die Wasseratmung wird nachträglich durch Rückwanderung erworben. Dafür spricht mit Sicherheit die ganz verschiedene Lage der adaptiven Kiemen. Sie beruht auf allmählich erlernter Hautatmung an stärker vascularisierten Stellen. Die Haut ist im allgemeinen nicht zur Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser befähigt, und es kommt im Wasser niemals zu der gesteigerten pulsatorischen Fähigkeit des Integuments. Den Übergang zur Wasseratmung zeigen am besten die Limnäen, die anfangs Hautatmung benutzen, dann die Fühler zu Kiemen verbreitern und schließlich auch Wasser in die Lungenhöhle einnehmen. Chiline stellt mit Verlust des Pneumostoms das Ende dieser Reihe dar. Die Ancyliden und *Miratesta* verlieren die Atemhöhle ganz. Bei den großen *Planorbis* schließt sich sein hinterer Lungenraum durch Falten ab, der bei *Amphibola* in der Gezeitenzone des Meeres endlich durch Bewimperung der Falten Wasser einführt und eine innere Kieme erzeugt.

b. Die Kreislauforgane.

Die Pulmonaten sind zunächst insofern sehr übereinstimmend gebaut, als das durchweg vorhandene Pericard überall eine einfache Kammer und Vorkammer enthält, ohne Spur von Andeutung früher doppelter Atrien. Ebenso fehlt selbstverständlich jede Verbindung zwischen Pericard und Enddarm. Der Ventrikel entsendet eine starke Aorta, die sich in zwei Hauptäste spaltet, einen vorderen, der zunächst dem unteren Ganglien des Schlundrings zustrebt, für Kopf, Fuß und vordere Teile der Eingeweide, und einen hinteren, der sich gleich an den Eingeweiden verzweigt, also eine Arterie s. *Aorta anterior* und *posterior*. Die feinere Verzweigung innerhalb der Gewebe führt bald zur Auflösung in Capillaren, die ohne Grenze in lacunäre Sinus übergehen, in denen sich das venöse Blut sammelt. Der größte Sinus ist die Leibeshöhle. Durch Spalten in der Wand steht sie mit den Hauptsinus der seitlichen Körperwände in mittelbarer oder unmittelbarer (?) Verbindung. Diese leiten das Blut nach der Lunge, wo sie sich wieder in ein lacunäres System von Lungenarterien und -capillaren auflösen. Sie sammeln sich zu lacunären Lungenvenen, die in das Atrium eintreten. Mit dem Übertritt in den Vertrikel ist dann der Kreislauf geschlossen. Besondere Komplikationen verbinden sich mit der Erwerbung von adaptiven Kiemen. Das Blut, das nur Leucocyten enthält und die einzige in den Geweben zirkulierende Flüssigkeit darstellt, ist als Hämolymphe zu bezeichnen.

Im einzelnen gibt es viele Sondereinrichtungen, Unklarheiten und strittige Punkte.

Die Streitfrage aber, ob überhaupt ein völlig geschlossener oder ein unterbrochener, unvollkommener Kreislauf statt habe, kann als erledigt

gelten. Ein großer Teil der Blutbahnen entbehrt in der Tat der eigenen Wandungen, besondere Lymphräume fehlen.

1. Das Herz.

Die verschiedene Lage und die gelegentliche Inversion bei Opisthopneumonie sind im vorigen Abschnitt besprochen. Übergänge zwischen der üblichen, den Prosobranchien entsprechenden Stellung und der den Verhältnissen der Opisthobranchien gleichenden finden sich massenhaft, zumal bei den Nacktschnecken. Da sie sich aber aus der Verschiebung des ganzen Pallialkomplexes oder einzelner Teile, besonders der Niere und Lunge, genügend erklären, sind sie ohne Belang. So konform die Ausbildung des Herzens im allgemeinen ist, so zieht sich doch, ähnlich wie bei Wirbeltieren, über die histologische Struktur und namentlich über die Innervierung eine lange Debatte durch die Literatur.

Die Grenzen des Herzens sind kaum genau festzustellen, am ehesten noch auf der Seite des Ventrikels, da hier durchweg das Pericard zugleich mit der Spitze der Kammer das Diaphragma erreicht und auf der anderen Seite in der Leibeshöhle die Aorta hervortritt. Höchstens erschweren größere Gehäuseschnecken die Bestimmung durch die feste Verbindung des Aortenanfangs mit dem Diaphragma auf eine kurze Strecke (Nalepa). Schwieriger ist die Scheide auf der Seite des Atriums, dessen weniger kompakte Muskulatur sich noch über die Grenze des Pericards hinaus auf die großen eintretenden Sinus oder Venenstämme hinaus erstreckt, welche sich bei Zonites nach Nalepa gleichzeitig mit dem Vorhof kontrahieren und einen Rückfluß des Blutes verhindern. Man kann hier in der Tat das Atrium mit den einmündenden Venenstämmen als eine physiologische und morphologische Einheit nehmen, ähnlich wie bei den Cephalopoden.

Die Frage hängt mit der Auffassung des Pericards zusammen. Noch bis in die neuere Literatur zieht sich die Annahme, daß der Herzbeutel ein Blutsinus sei und mit venösen Lacunen zusammenhänge, so bei André für *Ancylus*. Pelseneer weist auch diese Angabe zurück. Ich habe daher geglaubt, das Pericard ganz von den Kreislauforganen ausschließen und zu den Ercretionsorganen stellen zu sollen (s. o.).

Die Form des Atriums ist im allgemeinen die eines Kegels, dessen ausgezogene Spitze frei in das Lumen des Ventrikels hineinreicht, die des Ventrikels eine Spindel, deren größter Querdurchmesser nach dem Atrium zu verschoben ist, so daß ein Keil entsteht mit abgerundeter Basis. Die freiere oder beengtere Lage des Pericards bewirkt Abweichungen, bei *Vaginula* z. B. ist der Vorhof sichelförmig gebogen.

Das Atrium besteht im allgemeinen aus lockeren Muskelzügen, die sich unter schiefen Winkeln kreuzen, sehr zierlich z. B. bei *Vaginula* nach Keller. Die Ventrikelmuskulatur ist viel stärker, an der Basis gegen das Atrium zu ordnen sich kräftig Muskelbündel im Kreis; der Sphinkter soll hauptsächlich den Verschluß des Atrioventrikularostiums bewirken

(Pfeiffer bei *Triboniophorus*). Bei *Glandina* sind nach Strebel Kammer und Vorkammer durch einen kurzen Stiel getrennt; er entsteht wohl durch die schärfere Localisierung des Sphinkters. Mindestens so wichtig, wie der Sphinkter, ist aber sicherlich der Kegel, den das Atrium in die Kammer hineinschickt, und der eine vorzügliche Klappenvorrichtung darstellt (Textfig. 154). Seine Wände zeigen die derbe und dichte Struktur, die den Kammerwänden selbst eigen ist.

Für die histologische Struktur der Muskeln mag es genügen, die die übersichtliche Arbeit von Vigier und Vlès*) heranzuziehen, da sie früheren Angaben, soweit sie den Gegenstand eingehender behandeln, mit erledigen und die gleichzeitig erschienene Arbeit von Marceau (882) im

Fig. 154.

Längsschnitt durch das Herz von *Vaginula*. *ao* Aortenstamm. *at* Vorkammer. *kl* Herzklappe. *v* Kammer. Original.

wesentlichen auf dieselbe Feststellung hinausläuft. Daß die Fasern durch vielfache Verzweigung und Anastomosen ein dichtes Flechtwerk bilden, ist seit früher bekannt. Die Muskeln sind quergestreift, nehmen aber keineswegs innerhalb des Systems eine besonders hohe Stufe der Differenzierung ein. Vielmehr besteht die Fibrille aus gleichmäßig abwechselnden einfach- und doppeltbrechenden Elementen von gleicher Länge, während bei *Chiton* die Gruppierung eine weit kompliziertere ist, mit Querscheiben usw. Dafür schließen sich die Elemente bei *Helix* und *Limnaea* viel regelmäßiger zusammen zu einer Rindenschicht, welche das Sarcoplasma umgibt. Außerhalb derselben an den Enden der Zellen verschmelzen benachbarte Fibrillen oft miteinander.

*) P. Vigier et Fred Vlès, Structure histologique des éléments musculaires du coeur chez les Mollusques. Bull. de la soc. zool. de France XXIX. 1904. S. 221 bis 229. Dazu

Marceau, Note sur la structure du coeur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. Compt. rend. de l'ac. des sc. 1904.

Prenant, Sur les fibre striées des Invertébrés. Bibliographie anatomique IX. 1901.

Dogiel, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

Innervation des Herzens und der Gefäße.

Für die Feststellung der lange vergeblich gesuchten und wohl doch nicht völlig geklärten nervösen Elemente des Herzens scheinen zwei Methoden gegeben: die histologische Analyse und die Kontrolle durch das physiologische Experiment.

F. Darwin*) sucht vergeblich nach Nerven und Ganglienzellen im Helixherzen. Foster und Dew Smith hatten nicht mehr Erfolg**), und als Dogiel an der Grenze von Kammer und Vorhof apolare Ganglienzellen angab, die er als motorische Elemente deutete, erklärten sie diese für Bindegewebszellen. Ransom***) wollte dann einen feinen Nerven verfolgt haben, der mit der Aorta zum Ventrikel aufsteige und dann einen Ast an das Atrium abgäbe. Hier wird also ein einziger Nerv beide Herzabschnitte versorgen.†) Yung indes leugnet diesen Befund; mit Biedermann hat er vergeblich nach Herznerven gesucht. Ihnen widerspricht Nalepa, dem wir die ersten positiven Ergebnisse verdanken. Zunächst weist er Nervengeflechte in der Wandung der Aorta und der größeren Arterien nach. Die Herzkammer wird mit größter Wahrscheinlichkeit von dem aus dem Abdominalganglion entspringenden Genitalnerven versorgt. Er verläuft frei durch die Leibeshöhle zur Einmündung der Eiweißdrüsen in den Spermoviduct, über den er sich jetzt weglegt, um bei Zonites Nerven zum Zwittergang, zur Eiweißdrüse, zum Darm usw. abzugeben. Dann wendet er sich zur Niere, an deren hinterem Rande es bis zum Pericard zieht, bis wohin ihn auch Lacaze-Duthiers bei den Basommatophoren verfolgt. An der Umbiegungsstelle über dem Spermoviduct sind den Nerven bei Zonites und *Limax*, nicht dagegen bei *Helix*, zwei kleine Ganglien eingelagert, in der Mitte aus multipolaren, in der Peripherie aus bipolaren Nervenzellen aufgebaut, ohne Punktsubstanz. Von diesen Ganglien nehmen mehrere sehr feine Nerven ihren Ursprung, von denen einer zur Aorta übertritt, um an ihr ein Netz zu bilden. Vermutlich geht er auch zum Pericard. Das Atrium dagegen scheint vom einen Lungennerven versorgt zu werden. Es gelang Nalepa wenigstens, in der Muskulatur des Vorhofs von *Helix* sehr feine, meist in die Muskelbündel eingeschlossene Nerven und ganz vereinzelt auch Ganglienzellen nachzuweisen. Carlsson verfolgte die Nerven bei mehreren Arten nach ihrem allgemeinen Verlaufe. Bei *Limax maximus* sah er Äste von dem betreffenden Visceralnerven zum Herzen gehen, bei *Helix* (*Arianta*) *Dupetithouarsi* verläßt der Lungennerv den Visceralnerven an einem kleinen

*) F. Darwin, Journ. of. Anat. and Physiol. X.

**) Foster and Dew Smith, On the behaviour of the hearts of Mollusks under the influence of electric currents. Proc. of the R. soc. 1875 Nr. 100 und: Réponse à Dogiel . . . Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1887.

***) Ransom, On the cardiac rhythm of Invertebrata. Journ. of physiol. V 1885.

†) Biedermann, Über das Herz von *Helix pomatia*. Sitzgsbr. Ak. Wiss. Wien 1884. LXXXIX.

Ganglion, wo sich der Nerv teilt in Äste für Niere und Herz, um zu den Genitalien weiter zu ziehen; bei *Ariolimax* wieder fehlt das Ganglion.

Hier setzen die Untersuchungen von Deschamps ein. Er knüpfte an die ausführlichen Ergebnisse Amaudruts an, der bei *Helix* aus dem Abdominalganglion die Nerven verfolgte für die Aorta, das Pneumostom, Dach und Boden der Atemhöhle, Niere, Pericard, Endteil der Lungenvene usw., und glaubt, an dem letztgenannten Punkte die entscheidenden Strukturen gefunden zu haben. Der Nerv. der rechts hinten zur Lunge tritt, an ihr entlang und in ihr, selbst in den feinen Lacunen der respiratorischen Fläche verläuft, hat einen feinen Ast, der unter dem Ende des Rectums, durch die Lacunen des perirectalen Sinus hindurch über den sekundären und primären Ureter hinweg zieht und an der Vereinigung des Pericards mit der oberen Vorhofswand endet. Die wenigen Nervenzellen, die Deschamps vereinzelt am Nerven findet, hält er für nebensächlich, wichtig dagegen werden Haufen, die inselartig in dem Gebiete des Nerven liegen bei dem Überschreiten des Ureters. Sie liegen geradezu in den feinen Lacunen eines ausführenden Lungengefäßes und werden von dessen oxydiertem Blute bespült. Die Ganglienzellen sind bipolar.

Ähnlich, wie bei *Arion*, scheint bei *Helix* und *Limax* das Centrum für das Herz nicht in diesem selbst, sondern in der Nachbarschaft in den großen Lungenvenen seinen Sitz zu haben.

Deschamps nimmt an, wenn auch mit Vorbehalt, daß er das Herzcentrum schlechthin gefunden habe. Man erhält indes wohl den Eindruck, daß es nur für das Atrium gelte, während Nalepa die Innervation auf der Kammerseite wahrscheinlich gemacht hätte. Danach hätten Atrium und Ventrikel gesonderte Zentren, und das scheint den physiologischen Tatsachen (s. u.) am besten zu entsprechen. Beiden Zentren würde gemeinsam sein, daß sie nicht im oder am Herzen unmittelbar liegen, sondern etwas davon entfernt; die Nervenbahnen würden den Gefäßen folgen, den Lungenvenen und der Aorta, wobei zu bemerken wäre, daß auf der Seite der Kammer der Nervenverlauf bisher nur an der Aorta entlang bis zum Pericard, also bis zur Kammergrenze verfolgt zu sein scheint, daß also der Beweis gerade für die Hauptmuskulatur erst aussteht, wenn man nicht die Angaben Pompilians als hinreichend beweiskräftig gelten lassen will. Am Ventrikel der Weinbergschnecke fand er nämlich (1129) verschiedene Zellen auf, die er als Ganglienzellen deutet, apolare, wie sie Dogiel beschrieb, apolare mit stärker färbbarem Nucleus, apolare anscheinend ohne Protoplasma und unipolare mit sehr feinem, langem Forsatz. Von der Verteilung sagt er indes nichts.

Physiologisches und Biologisches.

Wo man das Herz durch die Schale scheinen sah, wie bei manchen, namentlich jüngeren *Helix hortensis* und bei *Succinea*, hat man oft die Schläge gezählt und ihre Zahl vermerkt. Die rationellen Untersuchungen

aber beziehen sich fast alle auf *H. pomatia*, der man entweder ein Fenster in die Schale schneidet, am bequemsten im Winter, oder aber, um die Störungen der scharfen Kanten zu vermeiden, den ganzen unteren Schalenteil wegnimmt (Yung). In der Regel sieht man dann die Systole des Ventrikels auf die des Atriums folgen (1059). Daß die Pulsationen des Atriums auf die benachbarten Venenstämme übergreifen, wurde oben bemerkt. Yung betont aber, daß man, namentlich bei der erwähnten Operation, sich leicht von der Unabhängigkeit beider Teile überzeugen kann. Bald schlägt die Kammer weiter, während die Vorkammer in Diastole stark aufschwillt, bald ist es umgekehrt, bald auch unterbrechen beide Teile eine Zeitlang ihren Schlag.

Die Frequenz der Pulsschläge hängt ab von der Temperatur und von dem Tätigkeitszustande der Schnecke. Yung, der die Arbeiten von Biedermann (l. c.), Richard (908) usw. schon mit verwertet, erhielt folgende Zahlen:

	Im Januar		Im Juni	
0° + 1°	1 Herzschlag pro Minute			
5°	4 Herzschläge „ „			
10°	12 „ „ „			
15°	17 „ „ „			
20°	26 „ „ „	17° normal	36	Schläge
25°	38 „ „ „		52	„
30°	54 „ „ „		67	„
35°	50 „ „ „		82	„
40°	unregelmäßige Schläge		unregelmäßig	
45°			Abnahme	
50°			Stillstand in Systole	

Das herausgeschnittene Herz in physiologischer Kochsalzlösung verhält sich ebenso.

Bei den Versuchen war das Objekt in Wasser getaucht, dessen Temperatur durch Zugießen von warmem Wasser erhöht wurde.

Bei plötzlicher großer Temperatursteigerung verharrt das Herz lange in Systole, auch innerhalb der Grenzen, die es bei langsamer Steigerung ertragen hätte, bei plötzlicher Erniedrigung bleibt es in Diastole.

Des Herzens beraubt, behält die Schnecke ihre Reizbarkeit einige Tage, bis die Gewebe absterben; nach Yung kriecht sie aber nicht wieder, entgegen einer Angabe von Richard.

Die normale Pulsfrequenz der aktiven Schnecke, 36 Schläge, erhöht sich bei Tätigkeit, Locomotion, Tentakelspiel usw. auf 50; jeder peripherische Reiz hat die gleiche Folge.

Während diese Regeln gleicherweise für alle Individuen gelten, treten bei Verletzung des Pericards individuelle Verschiedenheiten auf. Der Puls verlangsamt sich zunächst in wechselndem Verhältnis, bis nach einiger Zeit wieder die Norm eintritt.

Asphyxie bewirkt Verlangsamung der Herzschläge bis zum schließlichen Stillstand in Diastole, gleichgültig ob die Asphyxie durch Untertauchen im Wasser, durch die Luftpumpe oder durch wiederholtes Einspritzen von Öl in die Lunge erreicht wird.

Elektrische Reizung des Pericards hat keine andere Wirkung, als wenn eine andere Körperstelle gereizt wird. Reizung des Herzens selbst bewirkt augenblicklichen Stillstand in Systole. Schwache Reizung des unteren Schlundganglions oder des von Ransom entdeckten Nerven (s. o.) hat Verlangsamung der Pulsationen, stärkere hat Stillstand in Diastole zur Folge. Yung folgert daraus, daß das *Helix*-Herz sowohl Beschleunigungs-, wie Hemmungsnerven enthalten müsse.

Yung hat endlich noch die Wirkung von allerlei Giften untersucht. Durch die Haut werden sie nicht resorbiert, aber die Kristalloide werden in wässeriger Lösung langsam durch die Lunge aufgenommen. Ihre Wirkung zeigt sich immer am stärksten am Herzen. Schwache Säuren sind Muskelgifte, welche die Kontraktion durch Gerinnung aufheben; das Herz stirbt augenblicklich in Lösungen von 1 %. Alkalien wirken ähnlich, aber schwächer. Chloroform und Äther, ersteres vorübergehend, verlangsamen den Herzschlag nach einer kurzen Periode der Beschleunigung. Curare lähmt die willkürlichen Bewegungen, es paralysiert den Ransomschen Hemmungsnerven. Atropin hebt die Herzschläge auf, ebenfalls unter vorheriger Beschleunigung.

2. Das arterielle Gefäßsystem (XXIV).

Die älteren Darstellungen des gesamten Kreislaufs von *Helix*, *Limax* usw., wie sie von Delle Chiaje, Erdl u. a. gegeben wurden, haben durch genauere Nachuntersuchungen so viele Korrekturen erfahren, daß es angezeigt erscheint, zunächst den neueren Schilderungen von Nalepa und Deschamps zu folgen und einzelne Angaben anderer Forscher anzufügen.

Arterien von *Helix*, *Zonites* und *Limax*.

Vor dem Austritt aus dem Pericard gibt die Aorta bereits feine Gefäße ab zum Diaphragma und zur hinteren Wand der Lunge. Dann teilt sie sich in die beiden Hauptstämme.

α) Aorta s. Arteria anterior (Arteria cephalico-pedalis).

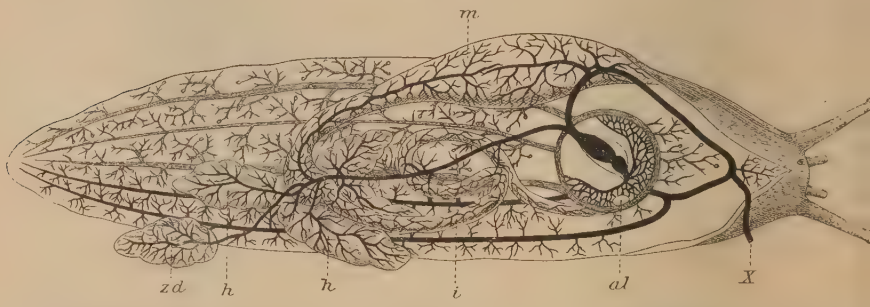
Diese Zweige sind die

Arteria uterina. Sie versorgt bei *Helix* gleich die Bursa copulatrix mit Seitenzweigen zur hinteren Lungenwand, verläuft zur Insertion der Eiweißdrüse und am Spermoviduct hinunter, dessen einzelne männliche und weibliche Drüsenaussackungen dendritische Verzweigungen erhalten, andere gehen von hier durch die verbindende Mesenchymfalte zum Bursagang. Unten versorgt sie das Vas deferens, den Pfeilsack, die fingerförmigen Drüsen, ohne daß sich die Gefäße an die einzelnen Tubuli binden; ferner entspringen aus ihr je ein Zweig für die Eiweißdrüse, den Zwitter-

gang, den Dünndarm mit den angrenzenden Mantelteilen und die Niere. Bei *Zonites* und *Limax*, seltener bei *Helix*, kommt eine zweite A. uterina aus der Aorta, die in der Organversorgung den unteren Teil der Hauptuterina vertritt, mit einigen Abweichungen. Der Penis wird nirgends von ihr gespeist (s. u.).

Inkonstante Arterien für die Seiten der Leibeshöhle, den Vorderdarm, das Diaphragma und den hinteren Teil des Fußes haben bald getrennte Wurzeln, bald eine gemeinsame. Dazu gehören die Gefäße für den Spindelmuskel, das Pneumostom, die Lunge. Die Vorderdarmarterie gabelt sich in zwei Zweige, die im Parenchym der Speicheldrüsen verlaufen, unterwegs Zweige zum Kropf abgeben, mit den Speichelgängen zum Pharynx ziehen, ihn zum guten Teil versorgen, je eine Arterie zum Ösophagus nach rückwärts schicken und zuletzt die Cerebrobuccalcommissur begleiten. Charakteristisch ist unter diesen Gefäßen eine besondere Arterie

Fig. 155.



Gefäßsystem von *Limax*. Arterien dunkel, Venen blaß. *X* Genitalarterie. *h* Leber. *i* Darm. *m* Magen. *oe* Ösophagus. *zd* Zwitterdrüse. Nach Delle Chiaje, verändert nach Leuckart und Simroth.

für die linke Seitenwand des Körpers. Sie fehlt bei *Zonites*, wo die Versorgung von der Art. pedalis aus geschieht. Dafür entspringt hier aus der Aorta ein starkes Gefäß, das zwischen den Fußretraktoren nach hinten zieht, den hinteren Teil des Fußes und das Pneumostom speist und weiter die Speicheldrüsen, den Schlundkopf usw. versorgt. Bei *Limax* treten immer mehrere Gefäße an den Kropf und die Speicheldrüsen.

Nun tritt die Aorta durch die Öffnung zwischen dem Visceral- und Pedalganglion hindurch, um sich dann gleich in schwächere paarige und und zwei starke unpaare Arterien aufzulösen. Die unpaaren sind:

Die Art. pedalis s. recurrens. Sie verläuft auf der Mitte des Fußes, den sie mitsamt seinen Retractoren versorgt, nach hinten, bei *Helix* und *Zonites* ungeteilt eine Strecke auf der Fußdrüse, bei *Limax* gleich in zwei Zweigen neben ihr; bei *Limax* und *Zonites* geht ein Ast zum Penis.

Die Art. buccalis geht nach vorn und oben an die Insertion des Pharynxretractors am Pharynx; nach rückwärts versorgt sie die Radulascheide, nach vorn in zwei Ästen die Unterlippe.

Von den paarigen Arterien gehen nach oben mit dem Cerebropedalconnectiv, etwas unsymmetrisch entspingend, zu dem Cerebralganglion die Art. cerebralis sinistra und dextra. Sie geben Äste ab

1. rückwärts mit dem Cerebrovisceralconnectiv zu den Visceralganglien,
2. zum Ommatophoren, mit drei Zweigen,
   mit dem Tentakelnerv zur Sinnescalotte und zum Auge,
   zur Basis des Tentakels, zu einer Innenseite und zur Oberlippe,
   zum Penis der stärkste Zweig bei *Helix*, für den Penis, das Flagellum, des Vas deferens und den Penisretractor,
3. zum kleinen Tentakel und Mundlappen,
4. zur Ober- und Unterseite des Cerebralganglions. Hier dringen die in Bindegewebsscheiden verlaufenden Arterien nur in die gangliöse Rindenschicht, nicht in die Punktsubstanz ein,

ein Ast nach vorn, der sich in die Tiefe der Fußmuskulatur einsenkt

bei *Limax* und *Zonites* rechts ein Ast zum Penis mit einem feinen Zweig zur Körperwand,

eine Arterie nach dem distalen Teil der Genitalen. Sie gabelt sich in 2 Zweige, der eine dringt in die Körperwand ein, der andere versorgt bei *Limax* und *Zonites* die Vagina, das Vas deferens, die Bursa und den unteren Teil des Spermoviducts,

eine Arterie für die hinteren Teile der seitlichen Körperwände,

Arterien, welche die Nerven begleiten, auf denen sie ein weitmaschiges Netz bilden; die der Fußnerven stammen z. T. aus der Arteria pedalis.

β) Aorta s. Arteria posterior (Arteria intestinalis).

Bei *Limax* entspringt sie gleich beim Austritt aus dem Pericard, bei *Helix* tritt ein gemeinsamer Aortenstamm bis zur Kreuzung mit dem Darm. Die hintere Aorta versorgt den Darm, soweit er in der Spira liegt, die Leber, die Zwitterdrüse. Äste gehen zum Pericard und benachbarten Lungendach, sowie zum Mantel. Besonders stark ist die Arterie der Zwitterdrüse. Ein Teil der Organe, die in der Spira liegen, erhalten ihr Blut demnach von der vorderen Aorta, von der Niere abgesehen, namentlich der Spermoviduct und die Eiweißdrüse, d. h. die Organe, die sich erst postembryonal durch Schwellung und Dehnung nachträglich in das Gehäuse hineindrängen und vielfach dessen letzte Ausbildung bedingen.

Histologisches.

Die letzte Auflösung der Arterien in die Capillaren ist verschieden je nach den Organen. Leydigs Darstellung, wonach eine Capillare gegen ihr Ende durch seitliche Öffnungen das Blut ausströmen läßt, gilt nach Nalepa besonders für den Fuß. Die allgemeine Regel dagegen ist baumförmige Verzweigung. Die Capillaren werden, wie die Arterien, von einem

Endothel ausgekleidet, dessen Herkunft bei den Prosobranchien besprochen wurde. Die Arterien haben dazu ihre Muscularis, die indes an den feineren bald abnimmt, aber gegen das Vorderende der Aorta cephalica an der Durchtrittsstelle durch die Ganglien sich bisweilen wieder so verstärkt, daß ein sekundäres Herz vorgetäuscht werden könnte (746). Der Bindegewebsüberzug hat vielfach Einlagerungen, die mit dem Stoffwechsel zusammenhängen (s. u.). Als Besonderheit kann der Reichtum von kohlensaurem Kalk in den Bindegewebszellen von Arion gelten, der sich indes nach Nalepa nicht auf die feinen Verzweigungen erstreckt. In schwächerem Grade findet er sich auch bei anderen Formen, z. B. bei Ostracolethe.

Besonderheiten anderer Formen.

Vielfach bestehen Differenzen in der ersten Teilung des Aortenstammes in das vordere und hintere Hauptgefäß. Sie tritt bald früher, bald später ein, was höchstens systematischen Wert haben könnte.

Für die Janelliden macht Plate die Angabe, daß sich die Aorta anterior nach dem Durchtritt zwischen dem Visceral- und Pedalganglion zu einer rundlichen Blase erweitert, von der erst die verschiedenen Arterien für den Vorderkörper, die Genitalien usw. entspringen. Es liegt nahe, an einen ursprünglichen größeren Blutraum zu denken, wie etwa bei den Chitoniden, so daß die Herausbildung der Gefäße durch deren Verengerung sich vollzogen hätte —, ein Hinweis auf den altertümlichen Charakter der Gruppe. Der Aortenstamm teilt sich in die vordere und hintere Aorta. Eine Abweichung von der Norm liegt in der Versorgung der Zwitterdrüse von der vorderen, sie entspringt noch vor der Art. uterina. Diese gibt u. a. je einen Zweig ab für die Mantelhöhle und für den Penis (Glamann).

Eine Einrichtung, die in gewissem Sinne etwas Verwandtes mit der Erweiterung der vorderen Aorta der Janelliden hat, findet sich nach Wiegmann bei südostasiatischen Heliciden und Zonitiden, *Macrochlamys* z. B., ebenso bei dem kaukasischen *Paralimax*, den ich nebst Täuber untersuchte. Die Aorta von *Paralimax* teilt sich nach ziemlich langer einheitlicher Wurzel bei Durchtritt unter dem Übergang des zweiten Darmschenkels in den dritten in die beiden gewöhnlichen Zweige. Der vordere, die Aorta anterior, gibt zunächst mehrere Zweige ab für die Speicheldrüsen, den Schlundkopf, die Haut am After und Pneumostom, dann verschmilzt sie mit dem Diaphragma oder Lungenboden, indem sie unter Aufgabe ihrer eigenen Muskulatur einen ziemlich breiten Spaltraum bildet. Nachdem sie das Diaphragma verlassen, verläuft sie in gewohnter Weise zum Schlundring. Täuber meint, daß sie durch die dünne Wand, die sie vom Lungenraum trennt, nochmals an der Atmung teilnimmt, was allerdings bei der vorzüglichen respiratorischen Ausstattung der Paralimaxlunge (s. u.) nicht eben nötig erscheint.

Von Testacelliden gibt Plate ziemlich genaue Bilder, sowohl von *Testacella* wie von *Daudebardia*, namentlich von ersterer, für die Lacaze-Duthiers die elegante Beschreibung von einer Art lieferte.*) Es ist unmöglich, die Bilder von Lacaze-Duthiers zu reproduzieren, da sie allein 4 Tafeln füllen. *Daudebardia* weicht insofern vom obigen Schema ab, als die Aorta posterior viel schwächer ist und neben der Zwitterdrüse nur die Hinterleber versorgt. Auffallend stark ist die aus der vorderen Aorta kommende Arterie für die Mantelhöhle. Dasselbe gilt für die Testacellen, bei denen es wegen der Ausbildung der Lunge nur um so verständlicher ist. Daß die Aorta cephalica besonders lang wurde, folgt aus der Körperform von selbst. Die Gefäße, die sie zu den Eingeweiden abgibt, wechseln nach Zahl, nach Trennung oder Vereinigung ihrer Wurzeln beträchtlich bei den Arten, ja bei verschiedenen Individuen einer Art. Als besondere Erwerbung, die noch der ursprünglichsten, d. h. der *T. Maugei* fehlt, tritt eine Arterie auf, die bald aus der Aorta, bald aus der Mantelarterie in der Mitte des Tieres nach unten zieht und sich mit der Arteria pedalis vereinigt, um sie für die hintere Sohlenhälfte zu verstärken. Bei dem höchst entwickelten Sproß, *T. Gestroi* von Sardinien, wird die Verteilung der Arterien zu den Genitalien und Speicheldrüsen besonders unsymmetrisch, namentlich zeigt sich es am Pharynx, der statt einer drei Arterien enthält, von denen die linke die stärkste, die mittlere mit ihren vier Zweigen die schwächste ist.

Bei *Glandina* erhält der starke, extensile Lippentaster nach Strebel einen besonders kräftigen Zweig aus der Art. cephalica. Er läuft am Hinterrande entlang und schickt seine Äste parallel, wie einseitige Fiedern, nach der sensitiven Vorderfläche, wo sie sich auflösen.

Vaginula hat nach Keller zunächst die Besonderheit, daß vom Herzen zugleich vier kräftige Arterien abgehen, nach vorn die stärkste, die Aorta cephalica, mit typischem Verlauf. Sie versorgt den Kopf, den Pharynx, die männlichen Genitalien, die Vordersohle, eine Arteria pedalis geht schräg nach unten und hinten und dringt in die hintere Sohlenhälfte ein, entsprechend der Tatsache, daß die locomotorischen Wellen gegen das Hinterende am kräftigsten sind. Eine Spezialität ist es, daß die Fußdrüse, mag sie kurz und gestreckt oder lang und geschlängelt sein, immer ihr Blindende unmittelbar unter den Pedalganglien hat, um gleich hier ihr Blut aus der Aorta zu empfangen (Simroth). Die zweite Hauptarterie geht schräg nach hinten und unten zu den weiblichen Genitalien mit Zweigen zum Schlund und Magen. Die schwache dritte Hauptarterie versorgt die vordersten Leberteile und die von ihnen umschlossenen Darmschlingen, die starke vierte endlich den Hauptteil der Leber und die Zwitterdrüse, sie endigt hinten im Fuß. Die auffällige Teilung der Aorta

*) Plate und Pelseneer meinen, daß Lacaze-Duthiers nicht die echte *T. haliotidea*, sondern eine nahe verwandte Spezies vorgehabt habe.

hängt demnach in erster Linie mit der weiten räumlichen Trennung der männlichen und weiblichen Endwege zusammen.

Die Oncidiiden sind zunächst durch die Lage des Herzens charakterisiert. Es liegt hinter der Körpermitte rechts, nur selten etwas über die Medianlinie nach links hinübergreifend. Das Pericard, dessen Wände zum großen Teil mit der Körperwand verschmelzen und an diesen Stellen eigentlich nur durch das Epithel repräsentiert werden, liegt in einer Nische, in die sich bisweilen Leberteile hineindrängen. Plate meldet manche Abweichungen im Kreislauf, die zum Teil von Joyeux-Laffuie übersehen waren. Sie liegen in anderer Richtung als bei den Vaginuliden. Die Aorta ist zunächst einfach. Ihr erster Zweig ist sehr fein und tritt zum Darm. Dann kommt ein starker Ast, der als Aorta posterior gelten könnte, wenn er die Zwitterdrüse mit versorgte, er speist aber mit meist sieben, oft weit mehr Zweigen Leber und Magen. Weiterhin spaltet sich die Aorta in zwei starke Zweige, der vordere entspricht der gewöhnlichen Aorta cephalica, der hintere geht bis ans Hinterende, gibt zwei feine Herzbeutelarterien und eine Genitalarterie ab und gabelt sich schließlich in zwei auffallend starke Arterien für die rechte und linke Lungenhälfte. Der Aorta cephalica fehlt naturgemäß die Arteria uterina. Die Speicheldrüsenarterien entspringen erst nach dem Durchtritt durch den Schlundring, entsprechend der vorderen Lage der Drüsen. Ebenfalls nach dem Durchtritt zweigen sich zwei kräftige Gefäße ab, welche die vordere Körperwand und die Mundpartie versorgen und von Plate Arteriae laterales genannt wurden. Die rechte speist zugleich die männlichen Genitalien. Die Arterie der Fußdrüse dringt als Arteria pedalis mit drei Zweigen in die Sohle ein. Die Arteriae laterales dürften die einzigen Arterien sein, welche außer der Art. pedalis in den doch so dicken Muskelschlauch eindringen, und sie beschränken sich auf das Vorderende. Joyeux-Laffuie behauptet ausdrücklich, daß das Integument von *Oncidiella* lediglich von der Leibeshöhle aus versorgt würde (s. u.).

Über die Reduktion des arteriellen Kreislaufs der Ancyliden s. u.

3. Das venöse System.

Der venöse Teil des Kreislaufs, der in den Atemorganen schon wieder oxydiertes Blut enthält, bekommt eben durch die Verschiedenheit der Atemwerkzeuge viel stärkere Differenzen. Da ihm eigene Wände fehlen, vielmehr alle Räume des Körpers, die nicht mit der Außenwelt kommunizieren, zu seinem Bereich gehören, von den Intercellularlücken bis zur Leibeshöhle, so wird er in seinen Einzelheiten außerordentlich ungleich, woraus mancherlei Schwierigkeiten entstehen. Denn die Untersucher, von den gewohnten Begriffen eines geschlossenen Kreislaufs ausgehend, konnten sich in seine so allgemeine und weitgreifende Auffassung, wie sie eben ausgesprochen ist, nicht hineinfinden, und es sind auch jetzt noch nicht alle Punkte geklärt. Eine bestimmte Grenze gegen die arteriellen Gefäße

wird sich selten feststellen lassen, sie wäre an der Stelle zu suchen, wo die Capillaren ihr Endothel verlieren und in capillare Lücken übergehen. Vielleicht ließe sich noch scheiden zwischen diesen capillaren Intercellularräumen und den weiteren Sinus, so verschieden deren Lumen auch sein mag. Injektionen erfüllen zunächst diese Sinus, und erst ein stärkerer Druck treibt die Flüssigkeit auch in die letzten, feinen Gewebslücken, selbst zwischen die basalen Teile des äußeren Epithels, wie früher erwähnt. Die Wände der feinen Lacunen scheinen wieder in den verschiedenen Geweben wechselnde Elastizität zu besitzen, so daß namentlich im Fuße Schwellnetze entstehen, die durch konstantere Übergangsgefäße mit den großen Sinus zusammenhängen. Eine andere Schwierigkeit betrifft die Kommunikation zwischen der Leibeshöhle und den einzelnen Organen, dem Hautmuskelschlauch und den Eingeweiden. Hier scheinen sich noch fast durch die ganze Literatur Fehler hindurchzuziehen trotz der Aufklärung, die wir Nalepa verdanken, dem wir zunächst wieder folgen.

Man hat wohl zu scheiden zwischen den venösen Sinus des Körpers und denen der Atmungswerkzeuge, im Sinne einer Art von großem und und kleinem Kreislauf.

α) Die Körpervenen.

Limax hat jederseits in der Körperwand einen großen Sinus, bestimmt, das Blut aus den hinteren Körperteilen und von den Eingeweiden der Lunge zuzuführen. Die Sinus beginnen am Schwanzteil mit einer baumartigen Verästelung und nehmen nach vorn durch Einfluß von Venen aus dem Fuß und den Eingeweiden an Mächtigkeit regelmäßig zu. Vorn liegen ebenfalls zwei entsprechende Sinus, die das Blut aus der vorderen Hälfte der Leibeshöhle und aus dem Fuße aufnehmen. Dazu kommt noch ein drittes Paar im Nacken. Alle diese Venen sammeln sich in einer Kranzvene, Circulus venosus, am Rande der Lunge. Zu ihnen gesellen sich allerlei unbedeutende Venen, welche den Hautmuskelschlauch der Länge nach durchziehen und ebenfalls der Kranzvene zustreben. In der Sohle verlaufen endlich paarige Sinus, die das Blut aus den Schwellgefäßen aufnehmen und entweder in die Leibeshöhle oder in die seitlichen Hauptsinus abgeben.

Bei den Gehäuseschnecken *Helix* und *Zonites* fehlen die großen Venenstämme im Fuß. Dafür sind zwei asymmetrische Seiten- oder Randvenen vorhanden. Die rechte ist stärker und länger, der linke Sinus ist auf einen kurzen Stamm reduziert. Die rechte verläuft an der Innenseite der Spira. Ihre Wurzeln liegen am Apex. Zahlreiche Seitenzweige, die das Blut aus den Eingeweiden zuführen, entspringen auf der Oberfläche der Leber. Entlang und über dem Rectum geht sie als Lungenvene zur Lunge, nachdem sie noch das Blut aus einem unter dem Rectum liegenden und einem hinter der Niere liegenden Blutraum aufgenommen

hat. Die linke Randvene beginnt an dem Sinus, der am hinteren linken Lungenrand in der Leber liegt. Sie erhält ihr Blut aus den vorderen unteren Eingeweidepartien in der Spira und verläuft dann als linke Lungenvene am Mantelrand entlang, aus dessen Schwellnetzen sie zahlreiche kleine Venen empfängt, um schließlich in der Höhe des Pneumostoms in die rechte Lungenvene einzumünden. Aus der Leibeshöhle und dem Fuß wird das Blut durch diese Lungenvenen der Lunge zugeführt. Das System ist bei den Gehäuseschnecken also wesentlich einfacher, aber asymmetrischer als bei den Nacktschnecken, indem es sich auf zwei Hauptvenen beschränkt, die man mit Girod und Creighton auch als Columellar- und Rectalsinus bezeichnen kann.

Mindestens topographisch noch nicht völlig geklärt erscheinen die Bluträume der Leibeshöhle. Am weitesten ist auch hier nebst Creighton Nalepa gekommen, der sich mit den Angaben von Wedl*), Erdl**), Robertson (970), Jourdain (838), Nüßlin (915) u. a. auseinandersetzt. Die Leibeshöhle bildet keinen einheitlichen Blutraum, sondern zerfällt durch Bindegewebsmembranen in größere und kleinere Abschnitte, die durch Öffnungen miteinander kommunizieren. Sie kommen am besten an gequellten und gefrorenen Schnecken auf Durchschnitten zum Vorschein. Manche scheinen auch für sich abgeschlossen, denn sie bleiben gespannt, wenn man die Nachbarräume anschneidet. Ein solcher Blutraum liegt im Kopf, indem eine Bindegewebslamelle vom vorderen Rand der Cerebralganglien nach vorn und oben zum Nacken zieht. Die fingerförmigen Drüsen mit dem Pfeilsack stecken gleichsam in einem Sack. Der Spermoviduct wird von einer enganliegenden Bindegewebshaut überzogen; kleinere Räume springen taschenförmig von der Leibeswand in die Leibeshöhle vor. Im Intestinalsack liegen sie überall zwischen den Organen, größere an der Ursprungsstelle der Lungenvenen am hinteren Nierenrand, sowie längs des Dünndarms. Dagegen fehlt ein Pericardialsinus, wiewohl die Wand des Herzbeutels von einem dichten Gefäßnetz durchzogen ist.

Creighton (746) kommt zu einer etwas abweichenden Darstellung der Bluträume in der Leibeshöhle von *Helix*. Sie soll in zwei Hauptabteilungen zerfallen, eine linke für den Pharynx, die Speicheldrüsen und den Ösophagus und eine rechte für die Genitalorgane. Die letzteren liegen im Gebiet der Arteria uterina, mit Ausnahme des Penis, der seine besondere Arterie hat (s. o.). Diese ist bedeutend weiter, als die Art. uterina, welche trotz der Zahl und des Umfangs der von ihr gespeisten Organe auffallend eng bleibt, so daß sie sich nicht von ihren Verzweigungen unterscheidet. Dafür treten gerade in ihrem Gebiet die meisten Mesenterien auf. Der Zwittergang wird von einer elastisch-muskulösen, gefensterten Scheide umfaßt, die sich an beiden Enden an ihm befestigt, so daß die

*) Wedl, Über Capillargefäße von Gastropoden. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien LVIII. 1868.

**) Erdl, Dissertatio inauguralis de Helicis algirae vasis sanguiferis. Monachi 1880.

Aufknäuelung in der Scheide liegt. Eine ähnliche Scheide erhält die Bursa und deren Gang, noch charakterischer dessen langes Divertikel, das sich bei *Helix aspersa* ähnlich aufknäuelt wie der Zwittergang, ein anderes Gebiet umfaßt den oberen Teil des Spermoviducts, ein anderes den unteren nebst Pfeilsack und fingerförmigen Drüsen. Der große Nackensack hat eine sehr dünne, aber feste Mesenchymmembran; vom Nacken zum Schlundring ziehend, hat er je ein besonderes Divertikel für die Ommatophoren, trichterförmige Fortsätze gehen zwischen den Bündeln des Columellarmuskels hindurch in den Fuß, andere überziehen die Fußnerven. Creighton sucht die verschiedenen Mesenterien mit dem Aus- und Einstülpen der Organe in Konnex zu bringen, doch so, daß dem Blut dabei durch die Fenster immer freier Durchtritt bleibt. Creighton gibt zu, daß der Verlauf der Mesenterien individuellen Schwankungen unterliegt.

Der Zusammenhang dieser Bluträume mit den Hauptsinus der Leibeswand wird noch jetzt vielfach falsch dargestellt, insofern die Spalten, die man in der inneren Auskleidung der Leibeswand bemerkt, für die Öffnung ausgibt, durch welche die Flüssigkeit aus der Leibeshöhle in die Körperwände übertreten soll. Sie entstehen indes durch Zerreißen der zarten Mesenterien beim Präparieren. Diese Mesenterien stehen vielmehr mit mit Venenwänden des Hautmuskelschlauches überall in unmittelbarer Verbindung, so daß es sich zunächst noch um Fortsetzung der Venen in die Leibeshöhle handeln soll. Im Vorderkörper gibt allerdings auch Nalepa feine Spaltöffnungen an. Der Übergang von den Arterien bis zu den Räumen der Leibeshöhle ließ sich am besten am Darm verfolgen. Von den Arterien, die am Darm entlang ziehen, biegen feinere Äste senkrecht in die Muscularis und die Darmfalten ab, wo sie sich in ein Capillarnetz auflösen. Das öffnet sich nirgends direkt in die größeren venösen Räume, sondern geht erst in ein dichtes Netz venöser, relativ weiter Spalträume über, welche zugleich die Chylusgefäße der Wirbeltiere repräsentieren. Sie sammeln sich unter dem Darmepithel in etwas weiteren Lacunen, von denen erst wieder kurze Röhren von 0,02 – 0,04 mm Durchmesser die Muskelschicht durchsetzen, um sich in die großen Bluträume zu öffnen (XXIV, 7).

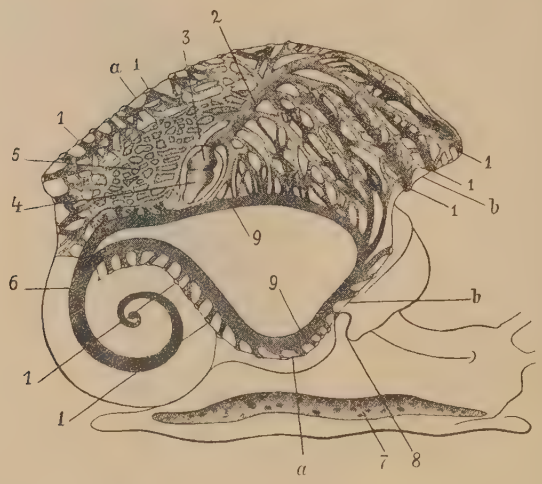
β) Der Lungenkreislauf.

Außer den Venen enthält die Lunge auch arterielle Gefäße zu ihrer eigenen Ernährung, sie stammen aus der linken Mantelrand- und aus der Pericardarterie, rechts anscheinend aus der Arterie des Enddarms.

Für den eigentlichen respiratorischen Kreislauf schalte ich die grobschematische Zeichnung von Howes ein. Da sowohl die zuführenden Gefäße wie die Lungenvenen im allgemeinen eigener Wandungen entbehren, und nur die gröberen Lungenvenen schließlich an der Muskulatur des Atriums teilnehmen (s. o.), sind die Bezeichnungen Vasa afferentia und Vasa efferentia vorzuziehen. Die Vasa afferentia haben ihre breiten

Wurzeln in der Kranzvene und streben, sich immer mehr auflösend, dem Pericard zu, ohne es zu erreichen. Die Vasa efferentia umgekehrt keilen ihre Enden zwischen die Vasa afferentia ein und erreichen, immer stärker werdend und in ein Hauptgefäß gesammelt, den Vorhof. Beide sind durch ein Netz feiner Lacunen verbunden. Beide springen trabeculär vor. Doch liegen sie im allgemeinen nicht direkt unter dem Epithel, sondern sind von ihm durch die capillaren Lacunen getrennt. Daß die Entwicklung des eigentlichen Atemareals namentlich bei den Gehäuseschnecken wechselt, wurde oben besprochen. Wo der Hintergrund der Lungenhöhle am Dach ohne Gefäßnetz bleibt, geht bloß die Pericardialvene herüber, die sich in die Lungenvene ergießt. Wo, wie bei *Helix aspersa*, der Gefäßbaum bis in das Blindende reicht, dienen die Verzweigungen der Pericardialvene, zwischen welche sich vom Circulus venosus Vasa afferentia einkeilen, als Vasa efferentia; sie gruppieren sich mit denen der Lungenvene, die sie an Stärke und Ausdehnung übertreffen können, zu einem System (746).

Fig. 156.



Lunge von *Helix*. Das Lungendach ist dem Rectum und dem vorderen Mantelrande entlang durchschnitten und zurückgeschlagen. Die Lungenvenen sind hell, die zuführenden Gefäße und Sinus dunkel gehalten. *aa*, *bb* zusammengehörige Schnittränder. *1* zuführende Lungengefäße, die ihr Blut aus dem Circulus venosus *9* beziehen. Dieser erhält sein Blut aus den großen Körpersinus, von denen der des Intestinalsacks *6* und der rechte Pedalsinus *7* dargestellt sind. *2* Lungenvene. *3* Vorhof. *4* Herzkammer. *5* Pfortaderkreislauf der Niere. *8* Pneumostom. Schematisch nach Howes.

Die Vasa efferentia auf der Seite der Niere lösen sich erst im Pfortadersystem auf, welches das Nephridium durchsetzt und dann erst sich wieder im Hauptgefäß sammelt. Zum Teil lassen sich die Pfortadern in mancherlei Ausbildung oben und unten oberflächlich auf der Niere verfolgen. Die Niere erhält also als einziges Organ ihr Blut unmittelbar aus der Lunge, ohne daß es vorher das Herz passiert, dem es vielmehr erst nachher zuströmt. Hier werden die alten Angaben von Erman und Milne-Edward durch Nalepa, Anaudrut (660), Deschamps, Girod (782) durchweg bestätigt. Ein Streitpunkt betrifft jedoch die Frage, ob die Niere außer-

dem durch eine Arterie ernährt wird, wie es Milne-Edward behauptete. Girod stellte sich auf seine Seite. Aber Deschamps zeigte, daß die Autoren, welche eine solche Arterie leugnen, wie zuletzt Arnaudrut, im Rechte sind. Das gilt gleichmäßig für *Helix*, *Limax* und *Arion*. Nalepa aber läßt bei *Zonites* das Lungenblut überhaupt nicht in die Niere eintreten, vielmehr den ganzen Nierenkreislauf durch eine Arterie besorgen.

Das Pericard erhält ausschließlich venöses Blut.

Andere Stylommatophoren und Soleoliferen.

Die Verteilung der Lungengefäße ergibt sich im allgemeinen aus den Angaben über die Ausbildung des respiratorischen Areals (s. o.). Besonderheiten über die Versorgung des Nephridiums werden meines Wissens nicht gemeldet. Auffallend ist dagegen die Verschiedenheit der Sinus im Fuß bei manchen Gattungen. So hat *Paralimax* nach Täuber statt der gewöhnlichen paarigen Räume nur einen unpaaren unter der Fußdrüse, ebenso *Daudebardia* nach Plate, während die als nahe Verwandte betrachteten Testacellen die normale Duplizität zeigen.

Hier ist wohl aufmerksam zu machen auf die eigentümliche Zickzacklinie, die bei manchen Aulacopoden, am besten etwa bei *Amalia*, in der Mitte des Fußes von vorn nach hinten entlang zieht. Ich fand sie am deutlichsten, wenn ich die Schnecke von links her operiert hatte, um die linken Fußnerven zu durchschneiden. Der einseitige Eingriff veranlaßt wohl eine verschiedene Schwellung der beiden Fußhälften, und man hat den Eindruck, als ob ein feines Septum den Fuß der Länge nach halbieren müßte und nun abwechselnd in seinen Teilen nach rechts und links ausgebaucht würde. Querschnitte haben es bis jetzt nicht nachweisen lassen. *Vaginula* zeigt bisweilen in der Medianlinie der Sohle eine feine, dunkel durchscheinende Linie, die kaum auf die Fußdrüse bezogen werden kann. Der Zusammenhang bleibt noch aufzuklären.

Die Janelliden.

Die große Verschiedenheit des Lungenkreislaufs ist früher geschildert (s. o.). Statt der einzelnen Venen dient der Rückensinus. Wie es scheint, bezieht auch die Niere mit dem komplizierten Ureter ihr Blut unmittelbar aus ihm. Nähere Angaben fehlen.

Vaginula.

Das venöse Blut sammelt sich in zwei großen Sinus, die der Hauptsache nach dem Hyponotum angehören. Sie liegen an der Grenze des Fußes, dessen Schwellgewebe sie zugleich regeln. Keller läßt den rechten als eine besondere Vene das Blut von dem als Lunge geltenden Endabschnitt der Niere zum hinteren Zipfel des Atriums geleiten. Mir scheint aber, daß außerdem rechts ein weiter Sinus, dem linken entsprechend, nur noch weiter, zwischen dem Herzbeutel und der Niere auf der einen Seite und

der muskulösen Auskleidung der Leibeshöhle sich ausspannt. Der linke tritt in der Höhe des Herzens durch das Notum nach rechts herüber und mündet in den vorderen Zipfel des Vorhofs. In dem seitlichen Sinus fand ich Sphinkter, die ihm ein rosenkranzförmiges Ansehen geben und geeignet erscheinen, die Soleolae zu schwellen. Bei großen Formen springen sie am linken Sinus als grobe Septen vor, die etwa im Abstande von vier Soleolae aufeinander folgen mögen. P. und F. Sarasin zeigten, daß die Sphinkterbildung eine allgemeine Erscheinung ist an den Sinus des Notums. Der ganze Rücken ist wie ein Schwamm von Gefäßen durchzogen. Die Sphinkter trifft man in ganz verschiedenen Kontraktionszuständen, geschlossen, halb oder ganz geöffnet. Keller meint, daß sie den Blutlauf zu regeln haben nach Art der Venenklappen bei Wirbeltieren. Näher liegt es wohl, in der Sondererwerbung eine Einrichtung zu erblicken, die mit der Sonderanpassung der Familie zusammenhängt, d. h. mit der Hautatmung. Die Sphinkter scheinen wie geschaffen, das Blut nach Bedarf gegen das Epithel zu drängen.

Die Oncidiiden.

Da Plate sich in bezug auf das venöse System auf Joyeux-Laffuie beruft, so sind wir auf dessen Beschreibung an *Oncidiella celtica* angewiesen, trotzdem sie zu manchen Bedenken Anlaß gibt. Der Hauptblutraum ist die Leibeshöhle, die durch ein vielfach durchbrochenes Septum in eine kleine vordere und größere hintere Abteilung unvollkommen geschieden ist. Die vordere umfaßt Kopf, Pharynx, Speicheldrüsen. Die Leibeshöhle erhält zunächst ihr Blut aus den Arterien oder Capillaren der Eingeweide. Sie steht durch drei Reihen von Querspalten mit drei Sinus in Verbindung, einem medianen in der Sohle, dicht an deren innerer Oberfläche, und zwei seitlichen, die unmittelbar über der Fußfurche liegen und schon dem Mantel angehören. Anfangs parallel, verbinden sich die drei Sinus am Hinterende beim Eintritt des Rectums. Der mittlere Sinus liefert das Schwellgewebe der Sohle, die seitlichen die engeren gefäßartigen Räume des Mantels. Joyeux-Laffuie nimmt an, daß die Schwellung der Sohle nicht von der Arteria pedalis ausgeht sondern von der Leibeshöhle, in welche das Blut bei Kontraktion und Ruhe durch die Spalten sich ergießen soll, um beim Übergang zur Locomotion auf demselben Wege in umgekehrter Richtung das Schwellgewebe wieder zu füllen. Das erstere würde den normalen Verhältnissen entsprechen, das zweite im Gegensatz dazu stehen, wie überhaupt die freien Spalten ohne Übergangsgefäße zu Nalepas Darstellung (s. o.) keineswegs passen. Im Mantel erhalten besonders die kontraktilen Rückenpapillen ein reiches subcutanes Lacunennetz, was sie zur Atmung geschickt macht; durch einen zu- und abführenden Gefäßraum steht es mit den tieferen Sinus des Mantels in Verbindung. Rechts und links entwickelt sich aus ihnen je ein Gefäß, das zum Atrium des Herzens führt, rechts direkt,

während das linke erst noch durch eine Pfortaderbildung die Niere speist. Dabei ist freilich zu bedenken, daß Joyeux-Laffuie zwischen Niere und Lunge nicht unterscheidet. Hier klafft eine Lücke in unseren Kenntnissen.

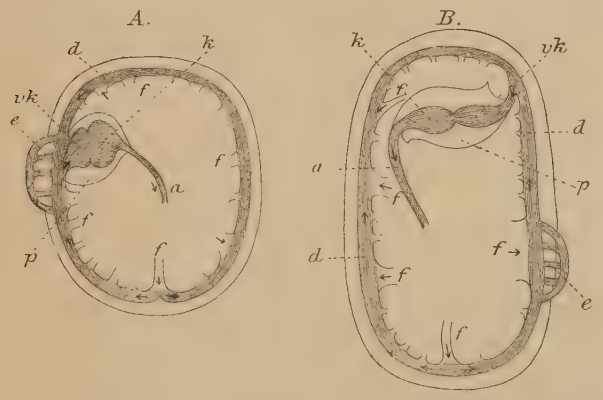
4. Bemerkungen über die Zirkulationsorgane der Basommatophoren.

Leider fehlen uns Nachrichten über den Aortenverlauf von Chiline. Sie wären von besonderem Werte, weil die längere Visceralcommissur nicht mit den Pedalganglion den engen Ring bildet für den Durchtritt des Hauptgefäßes. Und so kennen wir im allgemeinen nur einen ähnlichen Arterienverlauf wie bei den Landschnecken, dazu aber eine mit abnehmender Größe einhergehende Vereinfachung bei den

Ancyliden.

Sharp, André und Pelseneer haben sie besonders untersucht. Das Herz liegt bei *Ancylus fluviatilis* (Textfig. 157 *A*), wie zu erwarten, neben

Fig. 157.



Kreislauf von *A. Ancylus fluviatilis*. *B. A. lacustris*. *a* Aorta. *d* Sinus des Mantelrandes. *e* Lappen des Mantelrandes. *f* Venöse Sinus. *k* Kammer. *p* Pericard. *vk* Vorkammer. Frei nach André.

dem als Kieme dienenden Lappen, bei *A. lacustris* aber (*B*) weit davor, zudem erstreckt es sich bei ihm sehr viel weiter nach der anderen Körperseite hinüber. Entsprechend bei *Gundlachia*. Das Atrium kommuniziert frei mit dem Sinus, der rings unregelmäßig im Mantetrand verläuft und die Lacunen des Kiemenanhangs mit aufnimmt. Daneben tritt die Nierenvene in den Vorhof. Die Aorta gabelt sich nach einer längeren einfachen Strecke, und dann hört sie plötzlich auf, so daß beide Äste ihr Blut frei in die Leibeshöhle ergießen. Hier sollen die Eingeweide also wirklich frei in einem Sinus liegen. Aus ihm verläuft das Blut entweder

in die Lacunen des Fußes und von da in den Circulus venosus des Mantelrandes oder gleich wieder in den letzteren durch allerlei unregelmäßige und unregelmäßig verteilte Öffnungen, von denen nur die mediale am Hinterende sich durch ihre Konstanz auszeichnet (Textfig. 157 *A* und *Bf*). Das auffallende Ergebnis konnte André freilich bei der Zartheit des Herzens nicht durch Injektion, sondern durch Schnitte und Betrachtung durchscheinender jüngerer Tiere gewinnen. Vielleicht beruht die Vereinfachung, die fast an die Verhältnisse der Aplacophoren erinnert, auf Reduktion von irgend einem größeren Vorläufer aus.

Bei *Planorbis* ist der Ventrikel wunderlich von Pigment durchsetzt, so daß er bei *Pl. vortex* nach Buchner tief schwarz nach außen durchscheint. Dieselbe Schnecke gab Anlaß zu gelegentlichen Beobachtungen einzelner Arterien. Denn da diese vielfach auch schwarzes Pigment in ihren Wänden haben, fallen sie mehr ins Auge, z. B. ein dichtes Gefäßnetz auf der erweiterten Eileiterdrüse (Creighton).

Über die Mesenterien der Basommatophoren und ihre mit dem Fehlen der Einstülpbarkeit vermutlich parallel gehende Reduktion fehlen einschlägige Untersuchungen.

Die meisten Abweichungen verbinden sich mit den venösen oder lacunären Septen bei der Atmung. Die wesentlichsten Angaben auch über die Niere sind schon bei den Atemwerkzeugen gemacht. Ein atmender Mantelrand ist besonders lacunenreich. Die breiten Limnaeenfühler erscheinen, so gut wie der Atemanhang am Pneumostom von *Planorbis*, als Kieme vascularisiert, jederseits eine Randlacune, beide durch ein Lacunennetz verbunden.

5. Das Blut oder die Hämolymphe. Stoffwechsel.

Da das Blut der Pulmonaten durchweg als Blutkörperchen nur Leucocyten oder Amöbocyten enthält, ist es als Hämolymphe zu bezeichnen. Als Sauerstoff- und Kohlensäureüberträger dient im allgemeinen das kupferhaltige Hämocyanin, das oxydiert blau, carbonisiert blaß erscheint, bei den Planorben aber Hämoglobin, wie durch Krukenberg u. a. festgestellt wurde. Nach den älteren Angaben (s. Kefersteins Bearbeitung) enthält die Trockensubstanz des Blutes der Weinbergschnecke, die ja auch hier zumeist zur Untersuchung diente, 2,57 % Kupfer. Dazu kommt reichlich Kalk; nach einer Analyse von Ficinus gaben 3,45 g Helixblut 0,12 Trockensubstanz mit 0,0148 g Ca.

Von neuen Angaben etwa die folgenden:

Couvreur (745) untersucht Helixblut während der Winterruhe oder nach dem Erwachen, doch vor Nahrungsaufnahme, — ein Tier gibt nach Phisalix 2—4 ccm — auf verschiedene Eigenschaften (729). Es gerinnt nicht, weil es kein Fibrinogen enthält — ja nach Camus hält es die Koagulation von Wirbeltierblut auf (723). Es enthält reichlich Harnsäure oder deren Zersetzungsprodukte, und zwar im Winter über 3 g %$_{00}$

nachher fast 2 $^0/_{00}$. Zucker fehlt. An Albuminen enthält es ein Serumglobulin und ein Serumalbumin. Die blaue Substanz, die man dem Hämocyanin von Octopus und vom Hummer verglichen hat, ist ein kupferhaltiges Albuminoid. Das Blau schwindet bei Reduktion, es kehrt an der Luft wieder, und zwar führt Phisalix den Nachweis, daß im Blut selbst reduzierende Substanzen enthalten sind. Der Harnsäuregehalt erklärt wohl die mannichfache Ablagerung im Integument, die bei den Excreten erwähnt wurde. Sie scheint u. a. im Überzug des Intestinalsacks von Ostracolethe stark ausgeprägt.

Bei *Planorbis* hat man es nach Dhéré mit echtem Hämoglobin zu tun, nach allen Reaktionen, Krystallbildungen usw. 100 ccm Planorbisblut mögen etwa $1^1/_2$ g Hämoglobin enthalten. Unter der Annahme der Physiologen, daß 1 g Hämoglobin 34 ccm Sauerstoff zu binden vermag, läßt sich die Leistungsfähigkeit leicht berechnen, vorausgesetzt, daß man die Blutmenge eines Planorbis kennt (765).

Krukenberg bemerkte schon früher, daß der Hämoglobingehalt des Planorbisblutes individuellen Schwankungen unterliegt, ohne jemals die Intensität von Wirbeltierblut zu erreichen. Das Hämoglobin ist der einzige Eiweißkörper dieses Blutes. Auffallend ist der Umstand, daß es bei 60° gerinnt, während die Koagulation des hämocyanhaltigen Blutes sowohl von Land- wie Wasserschnecken erst bei ca. 20° höherer Wärme eintritt.

Blutzellen.

Die Amöbocyten von 0,012 mm Durchmesser gehen aus runden Zellen hervor, teilen sich im Blute selbst auf verschiedene Weise und haben sowohl phagocytäre als gewebsbildende Aufgaben, letzteres bei regenerativen Prozessen. Angaben darüber s. o. S. 411 und 412 nach Krahelska.

Blutdrüse.

Cuénot vermutete eine Blutdrüse als Ort der Blutzellenerneuerung in den Wänden der Atemgefäße. Aber Deschamps zeigte, daß der weißliche Rand, der sie vortäuscht, nur auf den vor der Injektionsmasse ausgewichenen Amöbocyten beruht; und Cuénot sah später, daß die Teilung im Blute selbst erfolgt, daher ein localisiertes Organ für diesen Zweck überflüssig erscheint.

Symbiontische Algen.

Eigentümlich ist ein Befund Pelseneers bei *Gadinia*. Er sah im Blute kleine gelbe Zellen, die er für symbiontische Algen oder Zooxanthellen hält. Das wäre eine Neuerwerbung im Meere, die bisher innerhalb der Ordnung vereinzelt dasteht.

Stoffwechselprodukte.

Das Kapitel berührt sich mit der S. 416 wiedergegebenen, besonders von Cuénot vertretenen Auffassung, wonach die plasmatischen Bindegewebszellen unter den Gesichtspunkt der Excretionsorgane fallen.

Es versteht sich von selbst, daß mit den vorhin angeführten Tatsachen die Aufgabe und Zusammensetzung des Blutes nicht erschöpft sein kann. Vielmehr wird es, wie überall, die Aufgabe eines komplizierten stofflichen Austausches zu erfüllen haben. Der Kalk für das Schalenwachstum und die Bildung des Liebespfeils wird nur zu bestimmten Zeiten dem Blute entnommen, wo er wahrscheinlich als Albuminat vorhanden ist, wie bei der Schalenbildung, gegenüber dem Calciumphosphat in der Leber und dem Carbonat in der Schale und den Gefäßwänden, oder im Schleim, den *Agriolimax agrestis* ausscheidet gegenüber dem kalkfreien Schleim von *Agr. laevis*. Deflandre weist nach, daß auch das Fett in der Leber nur temporär vorkommt (761). Bei *Helix pomatia* findet man es nur im Mai, es schwindet schon im Juni und Juli und fehlt in allen übrigen Zeiten des Jahres, auch im Winter. Es läßt sich nicht durch stärkere Ernährung steigern. Man kann es schon zum Schwinden bringen dadurch, daß man die Schnecke einige Zeit bei + 39° hält, also künstlich zu einem Warmblüter macht. Deflandre vermutet, daß das Fett, so gut wie die lecithinartigen Körper, bei der Ausbildung der Geschlechtsprodukte verbraucht wird. Im Fußmuskel, in der Leber und Eisweißdrüse weist Marguerite Bellion (l. c.) Glucose nach, die quantitativ nach ihrem Reduktionsvermögen bestimmt wird. Der Gehalt ist während der Winterruhe größer als während der Tätigkeit, das Maximum liegt am Ende der Ruhe, das Minimum unmittelbar nach den Eintritt der vollen Aktivität.

Besonders ausführlich hat sich Creighton mit dem Glykogen beschäftigt, das, in den großen Bindegewebszellen gehäuft, sich durch die charakteristische weinrote Färbung auf Jodzusatz verrät (746). Die relativ größten Plasmazellen kommen wohl bei *Limnaea* vor. Verfolgen wir zunächst die anatomische Verbreitung, die sich in erster Linie an die Blutgefäße anschließt.

Die Arterien sind rings von einer Scheide von Leydigschen Zellen eingehüllt, bei *Helix* ganz kontinuierlich, bei *Arion* und *Limax* mit einer Unterbrechung beim Durchtritt durch die Spalte zwischen den Pedal- und Visceralganglien, die Muscularis sich herzartig verstärkt (s. o.). An feinen Arterien (XXII, 15) kann die Scheide dieser Zellen, wiewohl sie nur in einer Schicht liegen, das Gefäßlumen um ein Vielfaches übertreffen. Während die Zellen die eigentliche dünne Gefäßwand zur inneren Grenze haben, fehlt ihnen außen eine zusammenfassende Membran. Bei den Basommatophoren ist die Scheide viel schwächer entwickelt als bei den Landformen. Zudem wechselt sie, zum mindesten ihr Glykogengehalt, mit der Jahreszeit (s. u.). Creighton betrachtet den Überzug als ein Analogon der Lymphgefäße in den Arterienwänden der Wirbeltiere.

Für die Resorption des Glykogens scheint es wichtig, daß die Darmfalten unter dem Epithel dicht mit solchen Zellen erfüllt sind, am Anfange des Dünndarms, ebenso die starken Falten und Wülste um die Leberöffnungen.

Erklärung von Tafel XXII.

Pulmonaten: Atemwerkzeuge. Kreislauf.

Fig.

1. Lunge von *Helix hortensis.*
2. Lunge von *Helix aspersa.* *c* Herz. *d* Enddarm. *dh* secundärer Ureter. *dl* Darmfläche der Lunge. *hf* Harnfurche. *ho* Nierenöffnung. *lv* Lungenvene. *nh* primärer Ureter. *nsp* Nierenspitze. *spl* Spindelfläche der Lunge.
3. Lunge von *Pulmobranchia* (*Isidora*) von oben. *I* Atemareal. *II* Niere. *III* Nierenöffnung. *IV* Zuführende, *V* Abführende Nierenvene. *VI* Vorkammer des Herzens. *VII* Pericardialvene.
4. Mantelorgane von *Atopos sculptulatus* Sar. *ah* Atemhöhle. *bl* Blindsack der Atemhöhle. *d* Enddarm. *n* Niere. *p* Pericard. *ur* Ureter. *urbl* Ureterblindsack. *urd* Ureterdrüse.

5 und 6. *Vaginula Hedleyi* Srth.

5. Querschnitt durch das Perinotum mit den (Atmen-)Röhren. *n* Niere.
6. Aus den tieferen Lagen eines solchen Querschnitts, stärker vergr. *l* Längsmuskelbündel.

7 und 8. *Vaginula djiloloensis* Srth. *sph* Sphinkter.

7. Längsschnitt durch einen Rückensinus.
8. Querschnitt durch einen Sphinkter.

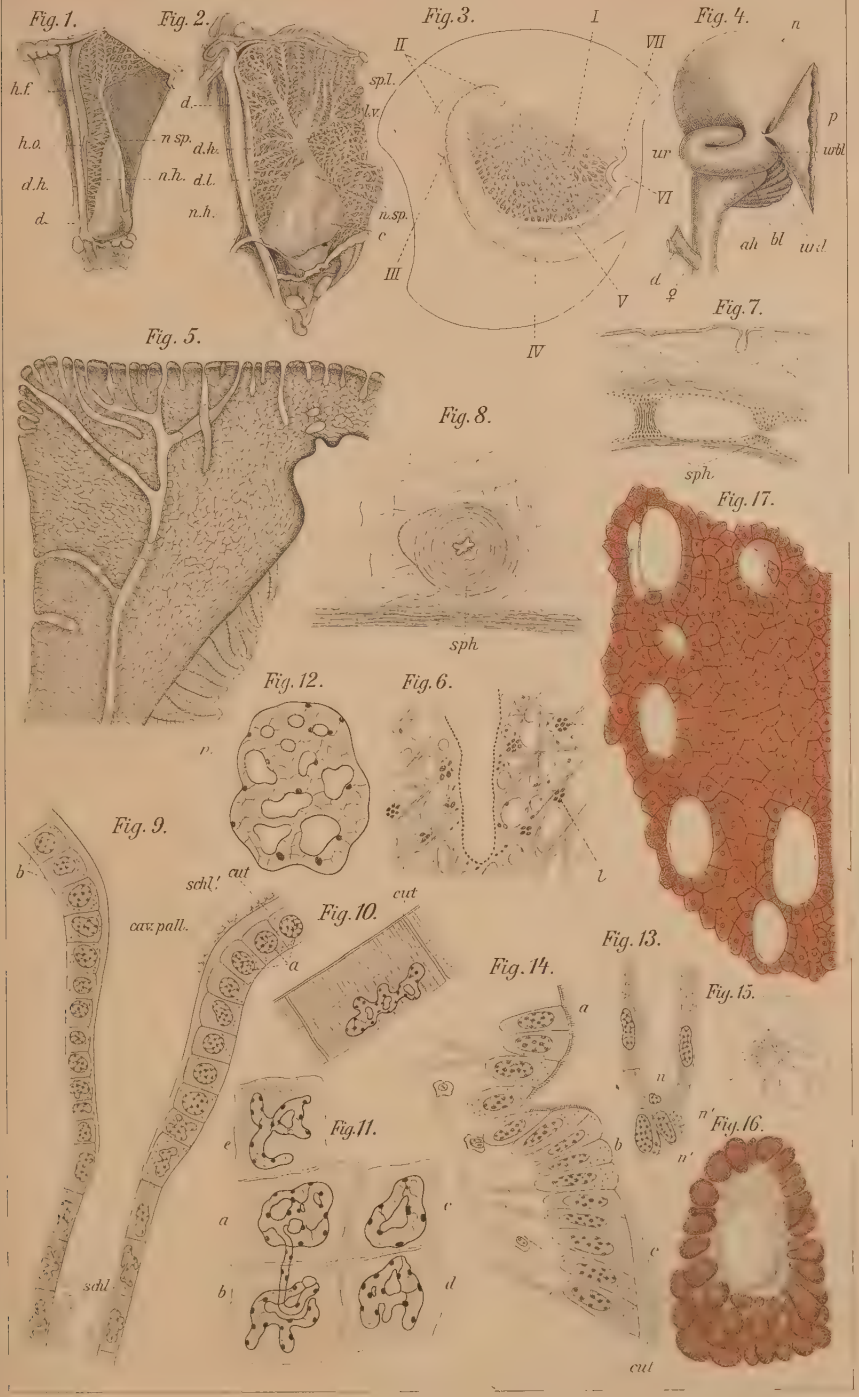
9—12. *Janella Schauinslandi* Plate. Atemröhren und Schleimdrüsen der Lunge.

9. Ursprung der Atemröhren (Schleimdrüsen) aus der Mantelhöhle (cav. pall.). *a*, *b*, *c* Epithel des Bodens der Mantelhöhle. *cut* Cuticula. *schl*, *schl'* Secrettropfen.
10. Atemröhre im Querschnitt.
11. Fünf Zellen aus der Schleimdrüse. Das Plasma von *a* und *b* hat sich teilweise durchgeschnürt, die Kerne hängen noch zusammen. *c* und *d* nach vollendeter Amitose.
12. Scheibenförmiger durchlöcherter Kern einer Drüsenzelle.
13. Schleimdrüse von *Aneitella Berghi* Plate. Mit zwei normalen Kernen und einem zerbröckelten, der von zwei Blutzellen zerstört wird.
14. Epithel der Mantelhöhle von *Janella Schauinslandi* Plate. Übergang des dorsalen Epithels *a* in das seitliche *c*.
15. Querschnitt durch eine feine Leberarterie von *Helix virgata.*

16 und 17. *Helix nemoralis.* Die Glykogenzellen sind durch Jod gefärbt.

16. Querschnitt durch eine Leberarterie.
17. Gefensterte Mesenterialmembran.

Fig. 1 und 2 nach Semper. 3 nach Pelseneer. 4, 7, 8 nach P. und Fr. Sarasin. 5 und 6 nach Simroth. 9—14 nach Plate. 15—17 nach Creighton.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXIII.

Pulmonaten: Atemwerkzeuge von Nacktschnecken.

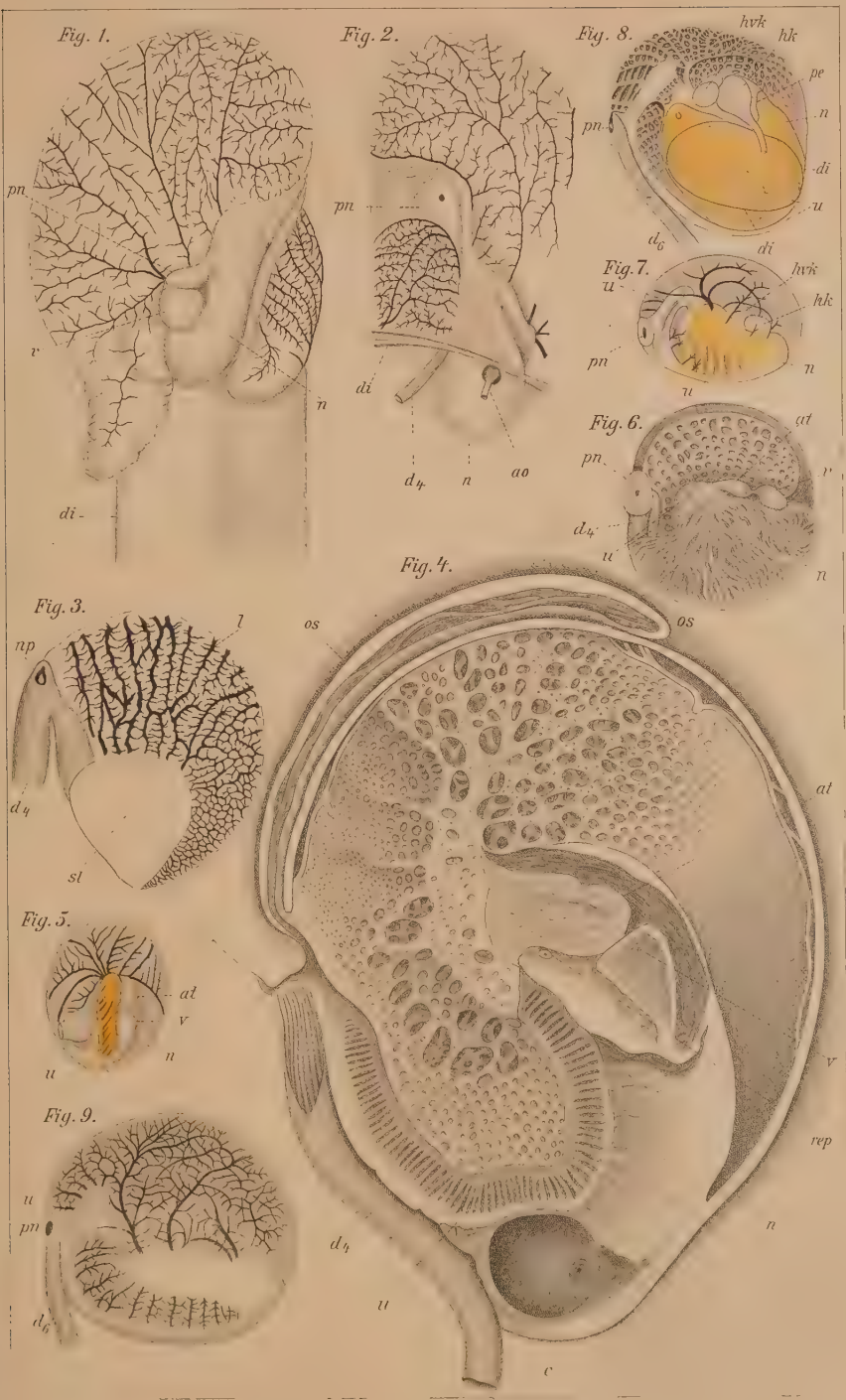
Fig.

1 und 2. *Philomycus*. Pallialorgane. Eine südostasiatische Spezies, deren Pericard noch nicht ganz von der Niere umwachsen ist.

1. Lunge von oben.
2. Lunge von unten.
3. Lunge von *Oopelta*.
4. Lunge von *Parmacella Olivieri*. Aus dem Schwammgerüst neben dem Pneumostom ist ein Teil herausgerissen, um die Struktur auch der tiefer liegenden Teile klarzulegen. Der Ureter ist der Länge nach geöffnet.
5. Pallialorgane von *Parmacellilla*.
6. Pallialorgane von *Urocyclus longicauda* (= *Elisa bella* Heyn.). Der Boden der Niere ist abgetragen.
7. Pallialorgane von *Limax Ananowi*.
8. Pallialorgane von *Gigantomilax Kollyi* Ret.
9. Lungengefäße von *Monochroma brunneum*.

Gemeinsame Bezeichnungen: *ao* Aorta. *at* Herzvorkammer. d_4, d_6 Enddarm. *di* Diaphragma. *hk* Herzkammer. *hvk* Herzvorkammer. *n* Niere. *np* Nierenporus. *os* Osphradium. *p* Pericard. *pn* Pneumostom. *re.p* Renopericardialgang. *u* Ureter. *v* Herzkammer.

Fig. 1 und 2 original. 3—9 nach Simroth.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

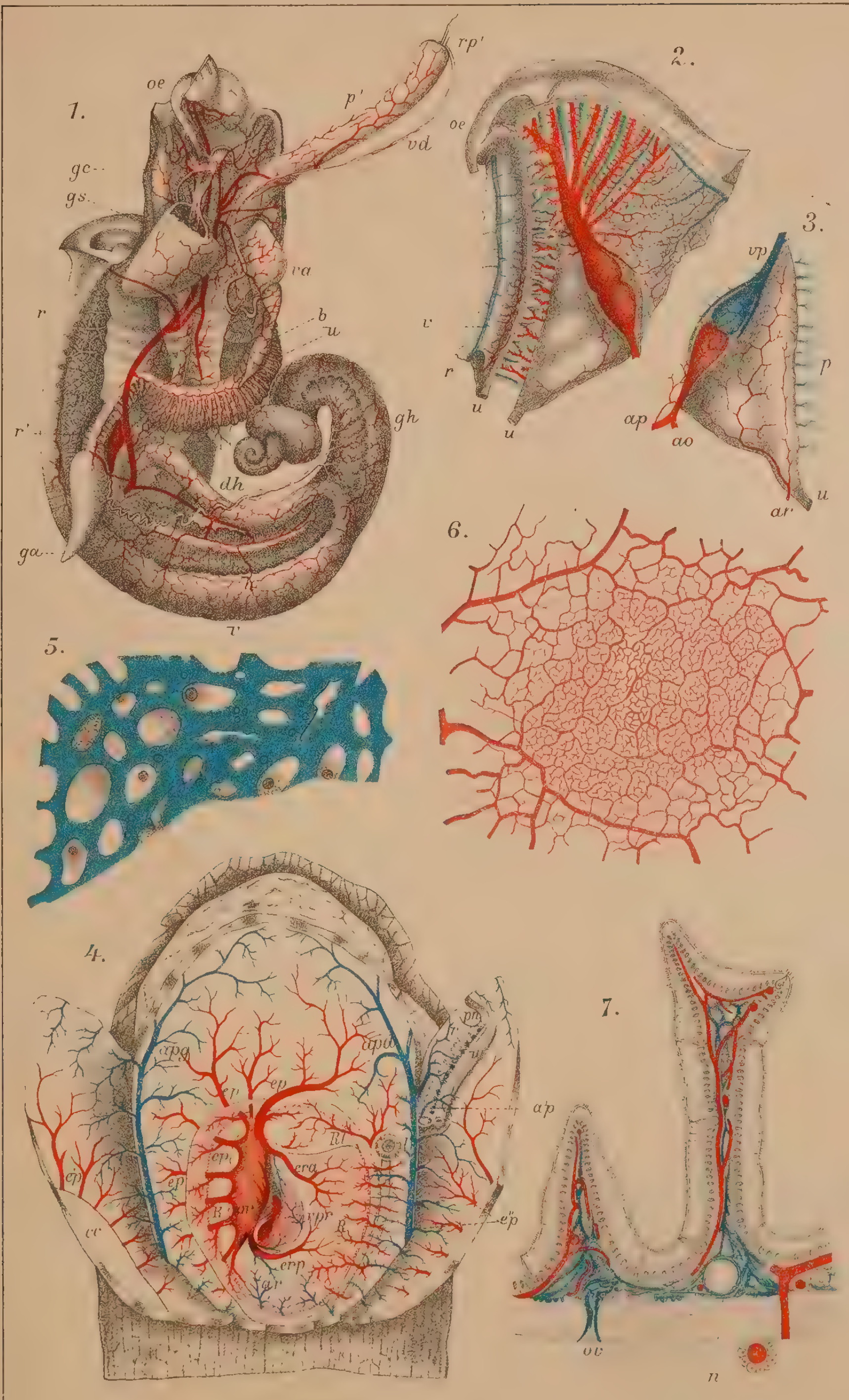
Erklärung von Tafel XXIV.

Pulmonaten: Kreislauf.

Fig.

1. *Zonites verticillus.* Arterielles Gefäßsystem. *b.* Bursa copulatrix. *dh* Zwittergang *ga* Eiweißdrüse. *gc* Cerebralganglien. *gh* Zwitterdrüse. *gs* Speicheldrüse. *h* Leberlappen. *oe* Oesophagus. *p* Lunge. *p'* Penis. *r* Rectum. *r'* Niere. *rp'* Penisretractor. *u* Spermoviduct. *v* Magen. *va* Vagina mit Drüsenmantel. *vd* Samenleiter.
2. Lunge von *Helix pomatia.* *oe* Pneumostom, geöffnet. *r* Rectum. *u* Ureter. *v* Vene des Rectums.
3. Niere von *Helix pomatia*, von oben gesehen. *ao* Aorta. *ar* Nierenarterie. *ap* Visceralarterie, welche eine Arterie zum Pericard abgibt. *p* Lunge mit den Lungenvenen, die als Pfortadern der Niere dienen (sie enthalten wie die Vorkammern in Wirklichkeit arterielles Blut). *u* Ureter. *vp* Lungenvene, welche die Pericardvene aufnimmt.
4. Kreislauf der Pallialorgane von *Arion empiricorum.* Das Mantelschild ist in der Medianlinie halbiert, die Hälften sind auseinander geschlagen. *a'p* Vas afferens der Lunge. *apd* rechter Lungensinus. *apg* linker Lungensinus. *ar* Vas afferens der Niere, direkt aus der Leibeshöhle. *cc* Schalentasche. *ep* Vorderes Vas efferens der Lunge oder vordere Lungenvene. *e'p* Vas efferens der Lunge, welches Nierenblut enthält, aber nicht durch die Lunge geht. *e''p* Vas efferens der Lunge, welches durch die Niere geht. *era* Vorderes Vas efferens der Niere. *erp* Hinteres Vas efferens der Niere. *or* Vorkammer. *pn* Pneumostom. *v* Rectum. *R* Niere. *Rl* Primärer Ureter. *u'* Sekundärer Ureter. *v* Herzkammer. *vpr* Pericardialvene.
5. Schwellnetz aus dem Mantelrande von *Helix pomatia.* Flächenschnitt mit Schleim- und Kalkdrüsen und Bindegewebszellen. In den injizierten Lacunen sind noch Amoebocyten sichtbar.
7. Durchschnitt durch die Darmwand von *Helix pomatia.* *n* Nerv. *ov* Venöses Ostium.

Fig. 1—3. 5—7 nach Nalepa. 4 nach Deschamps.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig

Glykogenzellenüberzüge erhalten die Speicheldrüsen und der Ösophagus, der Pylorusteil des Magens, der Anfang des Dünndarms, nicht dagegen der Kropf. Vereinzelte Gruppen liegen an den Lebergängen, am langen Dünndarm, fehlen ihm dagegen in der Nachbarschaft des Pericards. Ganz frei ist der Darm, wo er mit Leber und Eiweißdrüse zusammenstößt. Die Glykogenzellen verbreiten sich ferner mit den Arterien am Magen und Darm, die feineren Arterien begleiten sie in je zwei Längsreihen. Besonders wichtig werden sie in den Mesenterien. Sie fehlen damit dem Penis, sind aber reich im Gebiet der Arteria uterina, die durch ihr enges, sich gleichbleibendes Lumen ausgezeichnet ist (s. o.). Hier haben wir im Inneren einer Mesenterialplatte die Arterien mit ihren beiden Zellreihen, außerdem aber auf beiden freien Flächen einen dichten Überzug von Glykogenzellen, die sich wie ein Pflasterepithel ausnehmen und bis an die Fenster heranreichen (XXII, 16. 17). Das Mesenterium, das als engere Scheide den geknäuelten Zwittergang einschließt, hat nur auf der Außenseite den endothelartigen Belag.

Die Kranzvene der Lunge mit ihren Zuflüssen, dem kurzen Columellar- und langen Rectalsinus, sind von dicken Lagen von Glykogenzellen begleitet. Sie fehlen nur, wo der Rectalsinus mit der Eiweißdrüse zusammenstößt, denn diese bleibt frei davon, im Gegensatz zum Spermoviduct, dessen Drüsenbesatz überall von Glykogenzellen überzogen ist. Wo sich die Arterien in Capillaren auflösen und durch lacunäre Lücken, die Übergangsgefäße, mit den Venen verbinden, da brechen die feinen Spalträume überall zwischen Lagern von Glykogenzellen durch.

Anders beim Lungenkreislauf. Hier haben die starken Vasa afferentia et efferentia ihre dicken Überzüge. Aber das Capillarsystem, das ebenso gut als ein von Gewebspfeilern durchbrochener Sinus aufgefaßt werden kann, ist ganz arm. Die vereinzelten Zellen sind viel kleiner und enthalten nur zerstreute Glykogenpartikel. Besonders deutlich wird die Armut in dem Lungenschwamm von *Arion* und *Limax*. Wo der Blindsack der Lunge keine Atemgefäße entwickelt, sondern nur von der Pericardialvene durchzogen wird, hat auch nur diese ihre Glykogenzellen. Creighton will diese Disposition auffälligerweise mit gelegentlicher Blutentleerung, wie man sie namentlich bei den hämoglobinhaltigen *Planorbis* beobachtet, in Beziehung bringen und hält die Erscheinung für normal, ohne Gefäßzerreißung. Die Nierengefäße haben den gewöhnlichen Glykogenzellenbelag.

Die Ganglien des Schlundrings enthalten in der Neuroglia Reihen von Glykogenkörnern, die Barfurth beschrieb. Typische Glykogenzellen liegen dagegen, relativ spärlich, auf der Oberfläche. Sie stehen im Zusammenhange mit dichten Überzügen, welche den Anfangsteil der großen Nervenstämme bedecken und sich weiterhin in einzelne Längszüge auflösen, in den Linien, wo Bindegewebssepten ausgehen und den Nervenstamm durchsetzen. Die Muskeln verhalten sich insofern ganz ähnlich,

als an den Bündeln vereinzelte Streifen von Glykogenzellen entlang ziehen; an anderen, am Pharynx z. B., fehlen sie.

Es mag hier eingefügt sein, daß das Glykogen nicht auf die Plasmazellen beschränkt bleiben muß, sondern auch in Epithelien vorkommt, nach Barfurth außer in der Leber, wo es normal überall auftritt, auch in den Speicheldrüsen und in der Fußdrüse. Creighton wies es ebenso nach in den Drüsen des weiblichen Anteils des Spermoviducts bei den Landschnecken, wo es eine zarte halbmondförmige Einlagerung bildet. Es wird geradezu kolossal gehäuft in den Epithelzellen der Oviducterweiterung von *Planorbis*, wo es doch sonst so stark zurücktritt. Creighton schließt daraus, daß es bei der Herstellung der Eier und des Laichs Verwendung findet. Wenn die sonst ähnlich gebaute Eiweißdrüse immer glykogenfrei ist, so liegt das an dem Auftreten eines anderen Körpers, den Hammarsten nachwies und Helicoproteid nannte; es ist ein Glykoprotoid, das sich durch Alkalien in ein Alkalialbuminat und ein dextrinartiges Kohlenhydrat spalten läßt.

Während also das Glykogen bei den Basommatophoren in erster Linie bei der Fortpflanzung Verwendung findet, stellt es bei den Landschnecken einen Speicher dar, der hauptsächlich für die Ruhezustände die Reserve bildet. Entsprechend kann man viel leichter im Frühjahr Schnecken finden, bei denen die Glykogenreaktion mit Jod ausbleibt, als im Sommer und Herbst. Man kann den Gehalt herabdrücken und zum Schwinden bringen durch Fasten, man kann ihn durch reichliche Nahrung erhöhen. Die früheren Versuche von Barfurth, Luchsinger u. a. berücksichtigten fast ausschließlich das in der Leber enthaltene Glykogen. Das sollte durch einige Hungerwochen aufgezehrt werden. Creighton meint indes, daß eine völlige Erschöpfung des Glykogens erst in fünf oder sechs Monaten zu erreichen sei. Über die Art des Verbrauches, des Transports im Blute, Verwendung zu intramolekularer Atmung u. dergl. muß er sich auf allgemeine Andeutungen beschränken; in den Amöbocyten läßt sich Glykogen nur sporadisch und unregelmäßig nachweisen. Das eigentümliche Verhalten in der Lunge, wo die tierische Stärke in den feineren Verzweigungen so sehr zurücktritt oder zum mindesten viel schneller wechselt, als in anderen Körperteilen, weist natürlich auf eine Beziehung zur Respiration hin. Creighton erblickt ein Mißverhältnis zwischen den langsamen Atemzügen einer *Helix*, — etwa einer pro Viertelstunde — und den so sehr viel schnelleren und kräftigeren Herzschlägen. Es ist wohl klar, daß die eintretende Atemluft schwerlich zur vollen Oxydation des durch die Respirationsfläche beschriebenen venösen Blutes genügen kann. Aber ob hier der Glykogenansatz, der doch zur Verbrauchung selbst wieder Sauerstoff verlangen würde, helfend eintritt, oder ob mit der allgemeinen Unvollkommenheit der Respiration gerechnet werden muß, läßt sich wohl vor der Hand nicht entscheiden. Vorläufig muß die Tatsache genügen, daß das Glykogen in erster Linie für die Winterruhe aufgespeichert wird.

Hier möchte endlich noch an die Pigmente zu erinnern sein, namentlich an das Hämoglobin. Daß bei albinen *Planorbis* der Schlundkopf blutrot erscheint, könnte man mit dem Hämoglobingehalt des Blutes in Zusammenhang bringen. Daß aber albine Limnaeen das Gleiche zeigen, deutet wohl erst auf die Gewinnung von Hämoglobin hin. Von hier aber geht eine Kette aus, indem namentlich Wüstenschnecken, z. B. *Parmacellilla*, nicht nur einen lebhaft roten Pharynx haben, sondern namentlich die ganze Muskulatur, zumal im Vorderkörper, orange färben; selbst andere Organe, wie die Speicheldrüsen, sind nicht ausgeschlossen. Hier dürfte die Annahme, daß sich neben dem Hämocyanin sekundär Hämoglobin geltend macht, kaum von der Hand zu weisen sein. Da ist es aber auffallend, daß die Parmacellen vom trockenen Hochasien bald außen und innen gleichmäßig den roten Ton zeigen, bald in ebensolcher Verbreitung einen schiefergrauen oder schwärzlichen, so daß also die beiden Grundpigmente einen deutlichen Übergang aufweisen. Die Tatsache, daß die Pigmente hier nicht an Chromatophoren gebunden sind, sondern diffus die Organe durchsetzen, ordnet sie deutlich dem ganzen Stoffwechsel, der durch die Hämolymphe besorgt wird, unter.

Dastre und Floresco (760) zeigten, daß die Leber der Weinbergschnecke stets während des Sommers wie während der Winterruhe Chlorophyll enthält, und daß dieses aus der Nahrung stammt. Es verschwindet erst, wenn man die Tiere ein halbes Jahr lang mit chlorophyllfreier Nahrung füttert, worauf sich nur Cholechrom nachweisen läßt. Sobald man wieder zur natürlichen Fütterung übergeht, tritt es wieder auf. Das weitere Schicksal des Chlorophylls, das im Kreislauf der Insekten eine so wichtige Bedeutung hat, ist unbekannt.

Nachträge.

Atmung. *Strebelia* hat nach Strebel, ähnlich wie *Testacella*, durch Vertiefung der Mantelhöhle auf der rechten Seite und Aufeinanderlegen der Mantelränder einen Vorraum erzeugt, eine sekundäre Atemkammer. So scheint sie sich den Testacellen stark zu nähern.

Eben hat Baker*) genaue Angaben über die Respiration von *Limnaea palustris* veröffentlicht. Eine ausführliche Beobachtungsreihe, im Juli angestellt, ergab sehr bedeutende individuelle Schwankungen, so daß der Zwischenraum zwischen zwei Atemzügen bei den verschiedenen Individuen im Durchschnitt zwischen 9 und 42 Minuten schwankte, im einzelnen natürlich noch viel stärker. Freilich sind Limnäen mit ihrer gleichzeitigen Hautatmung wenig geeignete Objekte.

Pulsfrequenz. Etwas bestimmter sind die Ergebnisse Bakers bezüglich der Herzschläge. Im allgemeinen steigert sich die Frequenz mit

*) Fr. C. Baker, The *Limnaeidae* of North and Middle America recent and fossil. Chicago ac. of sc. Special publications 3. 1911. 539 S. 58 T.

der Abnahme der Körpergröße der beobachteten Arten. Während *Limnaea stagnalis*, die größte Form, in der Minute 37—48 Herzschläge ausführte, lag das Maximum von 150—155 bei der viel kleineren *L. obrussa*. Allerdings hat das Gesetz selbst innerhalb der engen Gruppe noch keineswegs exakte Gültigkeit.

VII. Die Geschlechtswerkzeuge.

Die Literatur ist außerordentlich umfangreich, namentlich seitdem die Genitalien zu einem wesentlichen, ja vielleicht zum wichtigsten Merkmal der Systematik geworden sind. Für allgemeine Übersichten kommen vielleicht von älteren Arbeiten die von Paasch und A. Schmidt, von neueren die von Semper und Pilsbry (Trydur Manual Bd. 9) in erster Linie in Frage.

Allgemeines.

Gemeinsam ist den Genitalorganen der Pulmonaten einmal die völlige Trennung von allen anderen Organen und Hohlräumen, von Pericard, Niere und Lunge, sodann der Hermaphroditismus, der so durchgreifend ist, daß in der Gonade jeder Acinus Eier und Spermatozoen zeitigt. Es folgt ein gemeinsamer Zwittergang nebst Eiweißdrüse. Das Übrige ist einem reichen Wechsel unterworfen. Wenn äußere sekundäre Geschlechtsmerkmale bei den Hermaphroditen ausgeschlossen sind, so verschwindet jeder lokalisierte äußere Hinweis um so mehr, als die Begattungswerkzeuge völlig retrahiert und nur während der Copula ausgestülpt werden, wo sie dann nicht selten an Größe und Komplikation das Maß aller übrigen Mollusken in den Schatten stellen. Trotzdem die gewaltige Anschwellung der reifenden Genitalien bei den Pulmonaten zweifellos die Hauptursache wird für die Form und die Abweichungen des letzten Schalenumgangs, sieht man doch äußerlich weiter nichts als die Lage der einfachen oder doppelten Geschlechtsöffnung, und im letzteren Falle bisweilen, d. h. bei Auriculiden und Oncidiiden, eine die beiden Pori verbindende Samenrinne. Daß sie ursprünglich allgemein vorhanden war, bezeugt die Genitalfurche aller lissopoden Stylommatophoren zwischen dem Mantel und der rechten vorderen Sohlenecke, der auffälligerweise das Pendant auf der linken Seite nirgends fehlt. Es ist wohl ausgeschlossen, daß diese charakteristischen Rinnen der Landformen als sekundäre Erwerbungen gedeutet werden können, um so mehr, als die einzige bekannte Form, bei der die Verbindung der hermaphroditischen mit der männlichen Öffnung nur durch die äußere Flimmerrinne bewirkt wird, eine Auriculide ist und damit terrestrisch.

Somit wird der Penis zu einer Sondererwerbung des rechten Vorderendes des Fußes. Ursprünglich wohl nur eine Sinnesknospe, zu der das Sperma durch die äußere Rinne oder durch ein inneres Vas deferens

innerhalb des Hautmuskelschlauches von der Zwitteröffnung geleitet wird, bleibt er entweder eine selbständige solide Glans, oder er wird von dem Samenleiter durchbohrt. Die Retraktion in die Leibeshöhle bedingt einen Sack, in dessen Grunde die Glans liegt. Der Sack ist die Penisscheide. Da oben das Ende des Samenleiters in vielen Fällen und in sehr verschiedener Weise sich mit der Wand der Scheide verbindet, verwischt sich der Unterschied zwischen der Scheide und dem eigentlichen Penis, was in der Literatur ein starkes Durcheinander im Gebrauche der Bezeichnungen notwendigerweise mit sich gebracht hat. Eine gewöhnliche Sektion, wie sie von den früheren Untersuchern ausgeführt wurde, läßt das verdickte Organ am Ende des Vas deferens einfach als Penis erscheinen, und erst dessen eingehende Zergliederung läßt entscheiden, was als Penis, was als Penisscheide zu gelten hat. Ja im Falle der höchsten Entwicklung, beim *Limax maximus*, fehlt eine eigentliche Glans, und das ganze Kopulationsorgan ist weiter nichts als die durch einen Längskamm komplizierte Penisscheide, der man den Namen Penis schwerlich versagen kann. Die Verwirrung der Begriffe wird noch verstärkt durch die Absonderlichkeit mancher Formen, Teile der weiblichen Endwege als Kopulationsorgan auszustülpen.

Die Vereingung des Penis mit der Zwitteröffnung erfolgt in verschiedener Richtung. Entweder rückt der Penis zurück, oder die Zwitteröffnung rückt nach vorn, oder beide kommen einander entgegen, so daß der einfache Genitalporus auf wechselnde Punkte fällt, immer im Gebiet der Genitalrinne.

Verfolgen wir den Zwittergang über den Eintritt der Eiweißdrüse weiter! Er zerlegt sich entweder sofort in den Ei- und den Samenleiter, oder beide Gänge verschmelzen zum Spermoviduct, der aus zwei aneinandergelöteten Rinnen besteht. Beide erhalten drüsige Wände, aus denen sich umschriebene Drüsen sondern können, auf der weiblichen Seite die Schalen- und Nidamentaldrüse, oft indifferent als Schleimdrüse bezeichnet, auf der männlichen Seite die Prostata. Bei gleich von Anfang an getrenntem Samenleiter pflegt die Prostata eine gesonderte, umschriebene Drüse zu sein. Eine Komplikation erfährt das distale Ende des Samenleiters in dem Falle, wo das Sperma in einer Spermatophore übertragen wird; es schwillt dann zum Epiphallus an und erhält drüsige Ausstülpungen, Kalksäcke und Flagellen, die sich an der Bildung der Spermatophoren beteiligen und sie oft zu einem mannigfach zusammengesetzten Organ ausgestalten. Der Spermoviduct pflegt sich nach längerem oder kürzeren Verlauf in zwei Röhren zu spalten, den Ei- und Samenleiter; beide können drüsige Wände bekommen, wie am Samenleiter eben gezeigt wurde. Bei *Siphonaria* aber findet das Gegenteil statt, und die beiden Rinnen werden wieder zu einem einheitlichen Schlauche.

Wo der Zwittergang in den Spermoviduct übergeht, gabelt er sich und bildet einen weiteren Schlauch, der meistens in seinem oberen Teile

wieder obliteriert, so daß nur der untere Teil bis zur Geschlechtsöffnung oder zum Eileiter als ein blindgeschlossener Schlauch erhalten bleibt. In ihn wird das Sperma übertragen, entweder in eine seitliche Ausstülpung oder in das erweiterte Blindende des Schlauches selbst. Die Erweiterung ist die Bursa copulatrix, vielfach als Receptaculum seminis bezeichnet, nach Brüels Darstellung mit Unrecht. Die Bursa scheint nur in ganz vereinzelten Fällen zu fehlen. Wo der Gang der Bursa in den Oviduct mündet, wird dessen distales Ende als Scheide oder Vagina bezeichnet. — Die hier gegebene ontogenetische Entstehung der Bursa braucht keineswegs mit der phylogenetischen zusammenzufallen (s. u.).

Als Befruchtungstasche oder Receptaculum seminis, in welchem oder von welchem aus die Befruchtung stattfindet, hat eine Ausstülpung am distalen Ende des Zwitterganges zu gelten, als Vesiculae seminales allerlei Ausstülpungen bald im Verlauf des Zwittergangs, bald weit unten, selbst im Gebiet der weiblichen Wege. Hier herrscht noch viel Unklarheit über die Funktion. Denn die letzt genannte Lage kann unmöglich den Zweck haben, das Sperma vor der Copula aufzuspeichern.

Die tiefere oder flachere Zurückverlegung der einzelnen Mündungen bedingt ein verschiedenes gemeinsames Atrium genitale auch als Geschlechtscloake bezeichnet. Auch deren Wand kann mit diffusen oder lokalisierten Drüsen ausgestattet sein, welche aus ihr selbst hervorgegangen sind.

Einen ganz anderen Ursprung haben vermutlich die Reizorgane, die sekundär zu den Endwegen der eigentlichen Genitalien hinzutreten. Wahrscheinlich durch Funktionswechsel aus einer Lippendrüse hervorgegangen*), hat sich eine große Reizdrüse mit dem Atrium verbunden, ohne daß ihre abgeänderte Bedeutung klar wäre. Häufig aber erfolgt die Entleerung durch ein konchinisiertes und verkalktes Rohr, das zugleich als Stilet wirkt. Unter Verlust der Drüse kann es zum soliden Liebespfeil werden, und der kann sich vervielfältigen. In anderen Fällen verliert die Drüse ihre sekretorische Funktion, bleibt aber als langer Schlauch erhalten, der sich bei der Copula mit ausstülpt und zur Vereinigung der Partner dient. Wie der Pfeil, kann sich auch der proximale Drüsenschlauch vervielfältigen. Das Organ kann sich mit dem Atrium, mit dem Oviduct, mit dem Penis, mit dem Vas deferens verbinden, es kann sich in einen der verschiedenen Wege einschalten, so daß die Geschlechtsprodukte hindurchpassieren müssen. Das allein ergibt eine außerordentliche Vielseitigkeit, deren verschiedene Stufen nur unsicher auseinander abgeleitet werden können.

Nimmt man dazu, daß die auszustülpenden, bald der männlichen, bald der weiblichen Leitung, bald dem Atrium, bald der Reiz- oder Pfeildrüse angehörenden Begattungsorgane wieder zurückgezogen werden

*) Simroth, Über den Ursprung des Liebespfeiles. Verh. d. D. zool. Ges. 1909.

müssen, so ergibt sich eine ganze Reihe verschiedener Genitalretraktoren.

Eine zum Teil noch rätselhafte Kombination wird geschaffen durch verschiedene sekundäre Kommunikationen zwischen den Genitalwegen, für die man eine naheliegende Deutung in ausbleibender Copula und dafür eintretender Selbstbefruchtung gesucht hat. Daß auch hier eine einfache und durchgreifende Interpretation ausgeschlossen ist, lehren die Tatsachen. Denn ein solcher Verbindungsgang kann bald vom Samenleiter in die Bursa führen, bald auch aus dem distalen Teil des Samenleiters in einen höher gelegenen proximalen oder natürlich in umgekehrter Richtung. Für Selbstbefruchtung könnte wohl nur die erste Modifikation in Anspruch genommen werden. Die zweite bleibt fraglich, wie denn gerade hier noch Unklarheiten bestehen.

Wenn aus allen diesen Möglichkeiten unter Hinzunahme unendlicher Abwechslungen im einzelnen sich eine schier unentwirrbare Mannigfaltigkeit ergibt, so entsteht die merkwürdigste Komplikation schließlich auf dem entgegengesetzten Wege, durch Reduktion. Sie vereinfacht namentlich durch Ausfall aller sekundären Erwerbungen die Genitalien zahlreicher Familien in einer Weise, daß sie sekundär fast bis zum Verwechseln konvergieren, in erster Linie bei den Raublungenschnecken. Eine richtige Klassifizierung wird fast zur Unmöglichkeit. Und gerade bei den anscheinend primitivsten Formen, bei denen die Spekulation so gern einsetzt, bedarf die Entscheidung, was primär einfach und was durch sekundäre Reduktion vereinfacht sei, der peinlichsten Prüfung Vermutlich gibt es gar kein Pulmonat mit ursprünglichen einfachen Genitalien.

Die Richtigstellung der verschiedenen falschen Bezeichnungen verspare ich auf die systematische Schilderung, zu der ich mich jetzt wende. Die einzelnen Gruppen geben zu allgemeinen Bemerkungen genügenden Anlaß.

a) Basommatophoren.

Die Regel für die Lage der Genitalöffnungen ist deren Trennung. Sie ist am stärksten bei einer *Auricula* des Landes, insofern als hier die äußere Flimmerrinne noch nicht durch den Samenleiter ersetzt ist. Bei einigen Gattungen sind beide Pori bereits zu einem vereinigt, so daß die breitesten Gegensätze herrschen. Genau so stark sind sie in bezug auf die Trennung der Geschlechtswege. Nur hier liegen die einfachen Fälle vor, in denen ein einheitlicher Zwittergang bis zum hinteren Porus, der in diesem Falle nicht als weibliche, sondern nur als hermaphroditische Öffnung bezeichnet werden kann, herabzieht, worauf sich Flimmerrinne oder Samenleiter anschließen. Das andere Extrem bildet die völlige Sonderung der männlichen und weiblichen Wege von der Stelle an, wo ein Drüsenbesatz einsetzt. Während im ersten Fall auf den eigentlichen

drüsenfreien Zwittergang nur ein einfacher Spermoviduct folgt und ein besonderer Oviduct gar nicht vorhanden ist, fällt im zweiten der Spermoviduct ganz fort, und auf den Zwittergang folgen nur Samen- und Eileiter.

Die Ausprägung im einzelnen ist nicht weniger wechselvoll. Einheitlich ist höchstens die Bursa copulatrix (Receptaculum seminis autt.), die nirgends fehlt. Sonst beginnen die Drüsen, die bei der Ausbildung oder Vollendung von Laich und Sperma beteiligt sind, mit einfacher Verdickung der Wand des Spermoviducts, sie enden mit allerlei Sonderung, auf der weiblichen Seite in Eiweiß- und Nidamentaldrüsen, die nicht überall glatt auseinander zu halten sind, auf der männlichen in verschiedenen Ausstattungen des Samenleiters, die als Prostata zusammengefaßt werden. Unter diesem Namen aber scheinen sich in der Literatur durchaus heterogene Dinge zu verbergen. Besonders sollte man ihn einer kompakten oder schlauchförmigen Drüse, die sich hier und da mit dem Penis verbindet, nicht zuerkennen, da sie ganz anderen Ursprungs und anderer Wirkung zu sein scheint.

Eine Eigenart der Basommatophoren ist die reiche Entwicklung männlicher und weiblicher Samenblasen oder Vesiculae seminales von oft unbekannter Funktion wenigstens der weiblichen.

Schließlich darf das verschiedene Verhalten des Penis vom völligen Fehlen bis zur Ausstattung mit allerlei Reizorganen nicht unerwähnt bleiben.

Aber selbst bei Zwitterdrüse und Zwittergang beginnen die Spekulationen, die, durch Einzelschilderungen hervorgerufen, über die durchschnittlichen Darstellungen hinausgehen. Während im allgemeinen jeder Acinus unterschiedslos männliche und weibliche Zeugungsstoffe liefert, macht Pelseneer*) darauf aufmerksam, daß bei *Amphibola* und *Siphonaria* sich eine Trennung anzubahnen scheint, ohne daß es dabei innerhalb der ganzen Drüse schon zu gesonderten männlichen und weiblichen Abschnitten käme. Die Ableitung von den Turbellarien, bei denen Hoden und Ovarien getrennt zu sein pflegen, würde das Verhalten der beiden Basommatophoren in entgegengesetzter Beleuchtung erscheinen lassen, so daß noch keine völlige Vereinigung eingetreten wäre.

Höchst eigenartig erscheint dem gegenüber die Zerlegung des Zwittergangs von *Chilina* in zwei Halbkanäle von verschiedener Struktur (s. u.), die vermutlich in demselben Sinne, d. h. als Folge von Verschmelzung getrennter Wege zu deuten ist.

Und damit zum Einzelnen!

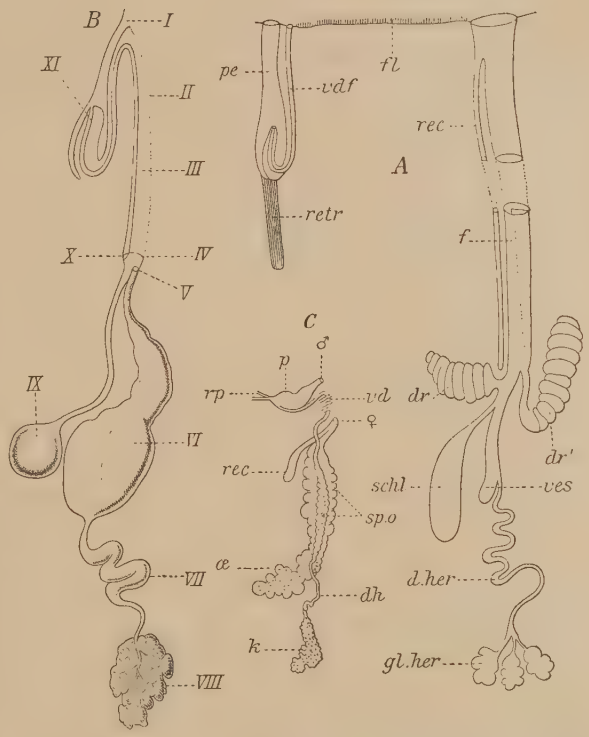
---

*) Während wir über die borealen oder kosmopolitischen Formen durch eine Reihe von Arbeiten unterrichtet sind, hat sich namentlich Pelseneer um die vergleichende Durcharbeitung auch der seltneren Gattungen in seinen Abhandlungen über Opisthobranchien und Pulmonaten verdient gemacht.

Auriculiden.

Nach den skizzenhaften Abbildungen (Textfig. 158 A u. B), die uns Plate von *Pythia*, Pelseneer von *Auricula* gegeben hat, ist die Ausbildung innerhalb der Familie ungleichmäßig genug. *Pythia* hat allein die offene Flimmerrinne, die erst an der Basis des Penis in einen geschlossenen Samenleiter überführt, dafür sind die Anhänge stark differenziert, bei *Auricula* läuft das Sperma von der nahe am Mantel gelegenen hermaphroditischen Öffnung an im geschlossenen, durchweg flimmernden Vas deferens unter der äußeren Rinne, aber die Drüsen sind weniger gesondert, am Zwittergang fehlt die Vesicula seminalis, die besser Receptaculum seminalis heißen sollte, der erweiterte Zwittergang hat die Bestandteile der Eiweißdrüse in einzelnen Follikeln in seine Wand eingelagert, ihm schmiegt sich eine lange, schlauchförmige Schleim- oder Nidamentaldrüse an, die weit unten einmündet; die kugelige Bursa copulatrix ist lang gestielt. Bei *Pythia* ist der erweiterte Zwittergang durch eine

Fig. 158.



Genitalorgane von Auriculiden. *A Pythia scarabaeus. d.her* Zwittergang. *dr, dr'* Spermoviductdrüsen. *f* Falte im Spermoviduct. *fl* Flimmerrinne. *gl.her* Zwitterdrüse. *pe* Penis. *rec* Bursa copulatrix. *retr* Penisretraktor. *schl* Eiweißdrüse. *ves* Receptaculum seminis oder Befruchtungstasche. — *B Auricula myosotis. I* männliche Öffnung. *II* Rand der Lateralfurche. *III* Vas deferens. *IV* Öffnung der Vagina. *V* Öffnung des gemeinsamen Genitalgangs in die Vagina. *VI* Akzessorische Drüsen. *VII* Zwittergang. *VIII* Zwitterdrüse. *IX* Bursa copulatrix. *X* Beginn des Vas deferens. *XI* Penis. — *C Carychium minimum. dh* Zwittergang. *k* Zwitterdrüse. *œ* Eiweißdrüse. *p* Penis. *rec* Bursa copulatrix. *sp.o* Spermoviduct. *vd* Vas deferens. *A* nach Plate. *B* nach Pelseneer. *C* nach Moquin-Tandon.

innere Falte in zwei Kanäle geteilt und dadurch zum typischen Spermoviduct geworden. Ihm sitzt oben eine sackförmige Drüse (*schl*) an, die Plate nicht zu deuten weiß, und dazu zwei korkzieherartig gewundene Drüsen (*dr* und *dr'*), die er als Eiweißdrüsen ansieht. Es liegt wohl näher, in den drei Anhängen die Prostata, die Eiweiß- und die Nidamentaldrüse zu erblicken, ohne daß es indes möglich wäre, aus den Umrissen die Deutung im einzelnen abzuleiten. Die Bursa copulatrix ist ein einfacher Schlauch, d. h. wohl durch einfache Abspaltung aus dem einheitlichen Genitalgang entstanden.

Nicht übergehen dürfen wir die älteren, aber übereinstimmenden Schilderungen, die Lehmann und Moquin-Tandon von unseren *Carychium minimum* gegeben haben. Hier sind die Verhältnisse ganz die eines primitivsten Stylommatophoren, nur daß der Samenleiter ein Stück durch das Integument zieht. Eiweißdrüse, der in Prostata und Uterus geteilte, in ganzer Länge verschmolzene Spermoviduct und die erweiterte Bursa sind typisch.

Siphonaria (XXV. 1. 2).

Hallers Angaben sind nebst älteren von Dall und Hutton durch Köhler, auf den Plate und Pelseneer im wesentlichen verweisen, korrigiert, erweitert und an verschiedenen Arten geprüft worden, daher seine Arbeit zugrunde zu legen ist.

Wenn die Trennung der Genitalporen fehlt und die einheitliche vorn rechts gelegene Öffnung zur Deutung eines höheren, sekundären Zustandes veranlassen möchte, so ist doch der völlige Mangel eines abgespaltenen Samenleiters außerordentlich auffallend. Die Ausstattung des Spermoviducts mit gesonderten Drüsen bildet eine ähnliche Überraschung gegenüber der distalen Hälfte, die einheitlich bleibt, dazu der Einschluß des Samens in Spermatophoren.

Auf die kompakte Zwitterdrüse folgt ein kurzer, stark erweiterter Zwittergang, von dem, wenn auch nicht überall nachgewiesen, ein Receptaculum gut abgesetzt ist. Der obere Teil des Spermoviducts zerfällt in Ei- und Samenrinne, der untere, mit einer Anzahl von Längsfalten, hat doch ein einheitliches Lumen. Auf jeder Seite sondert sich aus der Wand des oberen Abschnittes eine umschriebene Drüse heraus; in die Ei- oder „Schleimrinne" soll die Schleimdrüse, in die Samen- oder „Prostatarinne" soll die Eiweißdrüse münden. Die Auffassung scheint unhaltbar (s. u.). Der einheitliche untere Spermoviduct sitzt einer erweiterten dickwandigen Geschlechtscloake, einem Atrium genitale an, in das neben ihm der lange Gang der kugeligen Bursa copulatrix mündet. Außerdem aber nimmt das Atrium noch das einfache oder doppelte männliche Organ auf, das nach den Arten wechselt. Bei *S. pectinata* wird es von Köhler nur als Prostata bezeichnet, so daß ein Penis fehlen würde. Es ist eine keulenförmige, abgeflachte, dickwandige Drüse. Bei anderen streckt sich ihre

Form etwas, und das Lumen setzt sich in ein Flagellum, einen Blindschlauch fort. Dazu kommt als Penis noch ein besonderer, in der unteren Hälfte dickwandiger, muskulöser Blindsack, im Innern mit zwei Längsfalten, die bis in den Grund reichen, dazu mit Andeutung von Retraktoren. Eine Glans wird nicht angegeben. Die Bursa schien überall mit Spermatophoren gefüllt, deren Zahl nicht festgestellt wurde. Es waren walzige Körper mit bräunlicher Hülle und langen Endfäden. Hier ist vielleicht kein Zufall, daß Köhler allein von der *Siph. aspera* die Spermatophoren beschreibt, d. h. allein bei der Spezies, die ein Flagellum an der „Prostata" hat. Fehlte denen der anderen Arten mit dem Flagellum zugleich der Endfaden, daher sie ihm unvollständig und der Beschreibung unwert vorkamen?

Einiges von der Histologie: Die Penisdrüse, die Köhler Prostata nennt, wimpert im Innern. Unter dem niedrigen Flimmerepithel liegt eine verschieden dicke Schicht großer Drüsenzellen. Auch das Flagellum wimpert. Es hat eine lockere Hülle von Längs- und Ringmuskeln, in der ähnliche, aber kleinere Drüsenzellen stecken, wie in der Prostata. Die Wände des Spermoviducts zeigen den Bau, den Thiele als typisch ansieht für Epithelien ectodermaler Herkunft: schmale Stützzellen außer den Drüsenzellen. Die Stützzellen wimpern. In der Schleimrinne bleiben die Drüsenzellen im Niveau des Epithels, in den gesonderten Drüsen erweitern sie sich unter deren Basis, mit einigem Unterschiede der Secrete in der „Schleim"- und „Eiweißdrüse".

Die Deutung der einzelnen Teile kann bei dem Stand der Kenntnisse nur tastend sein. Die Vesicula seminalis ist vermutlich das Receptaculum oder die Befruchtungstasche, in welche das fremde Sperma aus der Bursa hinaufwandert, um nachher die vorbeigleitenden Eier zu befruchten. Da die Einzelheiten des Laichs unbekannt sind, läßt sich nur die Vermutung aussprechen, daß die „Schleimdrüse" in Wahrheit die Eiweißdrüse ist, und daß die drüsige Wand der Schleimdrüse als Nidamentaldrüse wirkt. Die „Eiweißdrüse" ist wohl eine Prostata, welche dem Sperma eine Nährsubstanz beimischt. Die untere „Prostata" oder Penisdrüse dient wahrscheinlich als Epiphallus, um die Spermatophoren zu bilden, deren Endfaden aus dem Flagellum stammen mag. Der nur sporadisch auftretende Penisschlauch, in seinem morphologischen Wert ganz unklar, wird vermutlich ausgestülpt, um dann zwischen den auf der Außenfläche hervortretenden Falten die Spermatophore in den Bursagang des Partners überzuführen; er würde also als Penis funktionieren. Wie gesagt, bleibt die Bestätigung abzuwarten.

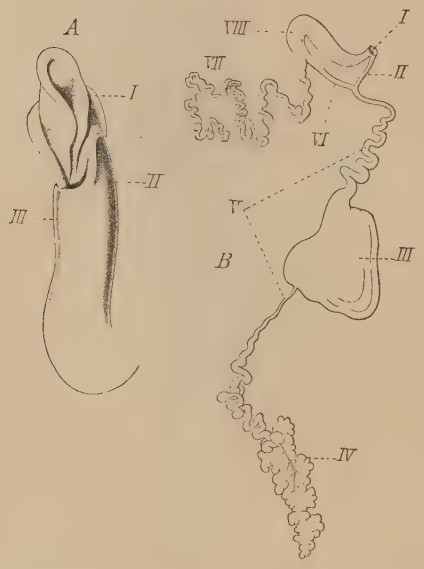
Als wesentliches Ergebnis würde ich außer der Vereinigung der Genitalöffnungen und dem Mangel des Samenleiters die Tatsache betrachten, daß sowohl Penis wie Epiphallus als selbständige Einstülpungen nebeneinander vorhanden sein können.

Amphibola.

Hier sind wir auf die kurze Beschreibung von Pelseneer angewiesen, der die älteren Arbeiten von Lehmann, Hutton und Bouvier berücksichtigt.

An der Zwitterdrüse, die gewöhnlich in der Leber die Spitze der Spira ausfüllt, ist eine gewisse Trennung zwischen männlichen und weiblichen Teilen vorhanden. Die eine Seite jedes Acinus erzeugt das Sperma, die andere die Eier. Letztere ist zu besonderen Follikeln schwach ausgebaucht. Der lange Zwittergang ist stark aufgewunden, wie bei den Gefäßen erörtert, durch einen oben und unten befestigten Blutsinus (s. o.). Der einheitliche Spermoviduct trägt oben gesonderte Drüsen. Unten teilt er sich in einen kurzen Ei- und ebensolchen Samenleiter. Der Oviduct zieht zur einfachen Geschlechtsöffnung, die hinter dem rechten Tentakel liegt. Das Vas deferens tritt in den zylindrischen Penis ein, neben einem langen Drüsenschlauch. Im Innern hat der Penis eine spatelförmige Glans, an deren Spitze sich der enge Samenleiter, an deren Basis sich der Drüsenschlauch öffnet. Es ist also ein echter Penis vorhanden.

Fig. 159.



Amphibola nux avellana. *A* Penis. *I* Öffnung des Samenleiters. *II* Öffnung der ‚Prostata'. *III* Penisschlauch. — *B* Genitalorgane. *I* Atrium genitale. *II* Oviduct. *III* weibliche akzessorische Drüsen. *IV* Zwitterdrüse. *V* Zwittergang. *VI* Vas deferens. *VII* ‚Prostata'. *VIII* Penis. Nach Pelseneer.

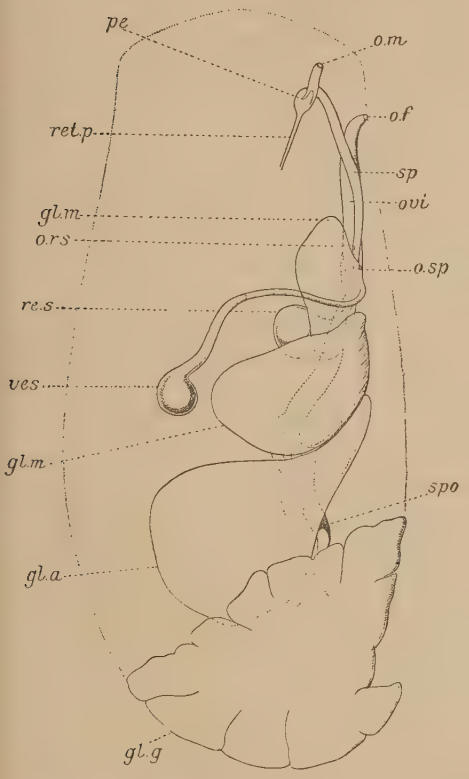
Wesentlich dürfte sein: der Penis, die einheitliche Geschlechtsöffnung, die relativ weite Verlegung des Samenleiters nach innen, dazu aber der auffallende Mangel einer Bursa copulatrix und eines Receptaculums. Der Drüsenschlauch dürfte ein neues Element darstellen. Er hat sicher mit einem Epiphallus und Flagellum nichts zu tun, vermutlich ist er die rechte, auf den Penis übergetretene Lippendrüse.

Chilina (XXV. 3—5) und *Otina.*

Die *Genera* haben eine weibliche Vesicula seminalis gemein und mögen deshalb zusammenstehen. Die Unterschiede bleiben gleichwohl beträchtlich. Äußerlich hat *Chilina* den älteren Habitus, denn die weibliche Öffnung liegt oben am Mantel, während sie bei *Otina* ganz nach

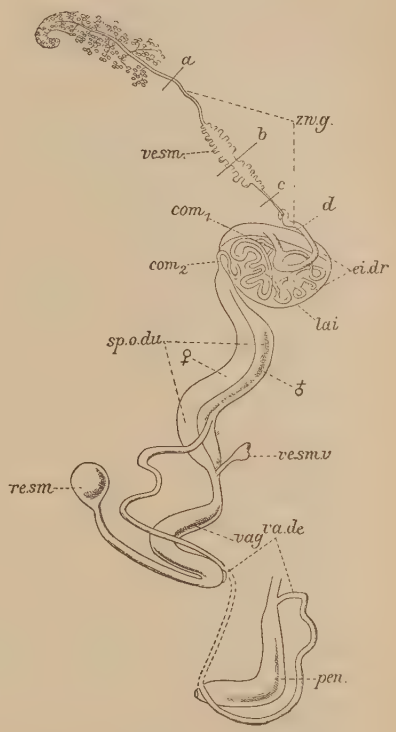
vorn in die Nähe der männlichen gerückt ist. Innerlich hat *Chilina* u. a. zahlreiche männliche Vesiculae seminales und die Ausstattung der Kopulationswerkzeuge mit Reizpapillen voraus. Die Beschreibungen von Plate

Fig. 160.



Geschlechtswerkzeuge von *Otina otis*, in den Umriß des Tieres eingezeichnet. *gl.a* Eiweißdrüse. *gl.g* Zwitterdrüse. *gl.m* Schleimdrüse. *o.f* weibliche Öffnung. *o.m* männliche Öffnung. *o.rs* Mündung des Bursaganges. *o.sp* Beginn des Vas deferens. *ovi* Oviduct. *pe* Penis. *re.s* Bursa copulatrix (‚Receptaculum seminis'). *ret.p* Penisretraktor. *sp* Vas deferens. *spo* Spermoviduct. *ves* Bursa copulatrix? (‚Vesicula seminalis'). Nach Pelseneer.

Fig. 161.



Geschlechtsorgane von *Chilina*. *a*, *b*, *c*, *d* Stellen der Querschnitte der Figuren auf Taf. XXV, 3. com_1 Communication von Eiweiß-, Laichdrüse und Zwittergang. com_2 Communication von Laichdrüse und Spermoviduct. *ei.dr* Eiweißdrüse. *lai* Laichdrüse. *pen* Penis. *re.sm* Bursa copulatrix. *sp.o.du* Spermoviduct. *va.de* Vas deferens. *vag* Vagina. *ves.sm* Vesiculae seminales. Nach W. Häckel.

und Häckel*) erlauben eine ziemlich genaue Analyse. Höchst auffällig ist der Bau des Anfangs des Zwittergangs (XXV, 3), dessen Epithel auf der einen Seite wimpert, auf der anderen nicht. Handelt es sich hier um einen

*) W. Häckel, Beiträge zur Anatomie der Gattung *Chilina*. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. Bd. IV. 1911.

alten Rest von Verschmelzung eines weiblichen und eines männlichen Weges? Vermutlich. Die Vesiculae seminales als Erweiterungen des Ganges flimmern nicht. Unter ihnen trägt der Gang gleichmäßiges Flimmerepithel. Dann kommt eine korkzieherartige Stelle, unterhalb deren die Wand drüsig wird, die secretorischen Zellen sind durch flimmernde Stützzellen geschieden. In diesem Stück, das in Wahrheit den obersten Abschnitt des Spermoviducts repräsentiert, dürfte sich die Befruchtung vollziehen. Die kleine Aussackung an der korkzieherartigen Stelle hat wohl als Receptaculum zu gelten, in das der Same nach der Begattung aufsteigt. Nun münden zwei Anhangsdrüsen ein, zunächst ein Sack, sodann ein langer, vielfach zusammengeknäuelter Schlauch, ersteres die Eiweiß-, letzterer die Nidamentaldrüse. Beide haben Stütz- und Drüsenzellen, die ersteren nur an der freien Fläche sichtbar als kleine Dreiecke, die letzteren verschieden dick und mit verschiedenem Secret; ein drittes Secret zeigen die Drüsenzellen beim Übergang in den erweiterten Spermoviduct. Eine hohe innere Falte trennt ihn im Innern in die beiden Kanäle, auch der männliche zeigt nach Häckel zwischen seinen Epithelzellen allerdings nur vereinzelte kleine Drüsenzellen, so daß die Prostata immerhin noch schwach entwickelt ist. Charakteristisch ist die frühe Abzweigung des Samenleiters noch ein Stück oberhalb des unteren Uterusendes. Wo der aufhört, sitzt an dem nun einfachen Schlauche die „weibliche Vesicula seminalis“ an. Der Schlauch soll als Vagina gelten, wiewohl der lange, enge Gang der kugeligen, durch Muskelbindegewebe an das Pericard gebundenen Bursa copulatrix erst ganz unten unmittelbar über dem weiblichen Porus einmündet. Die Vagina, auf deren Deutung wir zurückkommen, erweitert sich bald, und dieser dickwandige, mit Ring- und Längsmuskeln ausgestattete Schlauch trägt ein eigentümliches Epithel, in ein Faltennetz geordnet, mit ovalen Gruben in vier Längsreihen. In den Gruben sitzen Abscheidungen von Calciumcarbonat, bei verschiedenen Individuen ganz verschieden ausgeprägt, also wohl vom Zustande der Brunst abhängig. Das Vas deferens verläuft z. T. im Integument, vor und nachher bildet es lange Schlingen, wohl ohne daß Häckels Interpretation, sie ständen zur Ausdehnung des Körpers in Korrelation, begründet sein möchte (s. u.). Der Penis hat einen kräftigen endständigen, vom Nacken entspringenden Hauptretraktor, dazu kommen verschiedene Bündel weiter unten, als Re- und Protraktoren. Der Schlauch oder die Penisscheide hat außen Längs-, innen Ringmuskeln, die Wand bildet innen regelrechte Reizpapillen mit Cuticula und Chondroidgewebe im Innern, ähnlich der eigentliche Penis oder die durchbohrte Glans. Beim ausgestülpten Organ bildet offenbar die Wand der Penisscheide mit der Glans eine einheitliche Rute, ein Zeichen, wie wenig auf die Unterscheidung zwischen Penis und Penisscheide zu geben ist.

Bei *Otina* sind die Anhangsdrüsen schärfer getrennt, zu oberst die Eiweißdrüse, dann eine kompakte in eine obere und eine untere Portion

geteilte Nidamentaldrüse. Wichtiger ist wohl, daß der Bursagang nicht neben dem weiblichen Porus mündet, sondern weit oben in die Vagina, etwa da, wo bei *Chilina* der dicke Teil in den schlanken oberen übergeht.

Das scheint für die Deutung von Belang. Die Bursa fanden Plate und Häckel bei *Chilina* immer frei von Spermatozoen, die umgekehrt in der weiblichen Vesicula fast ständig waren. Für die Annahme der Autoren, daß die Bursa unmittelbar nach der Copula gefüllt sein würde, fehlt die Stütze der Beobachtungen. Ebenso scheint ihre Annahme, daß der Penis beim Vorspiel erst in die Vagina und dann bei der Copula in den Bursagang eindringt, unbegründet, denn der Bursagang ist zu eng. Für die Zusammengehörigkeit von Penis und Vagina spricht die Skulptur der Wand, wenn auch die Deutung der harten Penispapillen als Reizorgane wenig anspricht. Es sind wohl Haftwerkzeuge, die zwischen den Kalkschuppen der Vagina festgehalten werden. Damit wird auch die Deutung der weiblichen Vesicula seminalis hinfällig. Sie soll Sperma desselben Individuums enthalten, das zur Selbstbefruchtung dient bei ausbleibender Begattung. Dazu ist aber die Lage der Tasche durchaus ungeeignet, da die Eier schon mit Eiweiß und Schale versehen und zum Laichband vereinigt vorbeikommen würden. Viel wahrscheinlicher ist wohl die Deutung der Vesicula als einer sekundären, als Bursa dienenden Ausstülpung. Unklar bleibt nur der Wert der eigentlichen Bursa, die bloß noch Secret, aber keine Spermatozoen mehr enthält. Doch ist ja auf dem vorliegenden Gebiet noch vieles dunkel. Für nachträgliche Verschiebung des Bursaganges bis an den weiblichen Porus spricht die Lage oberhalb der Vagina bei *Otina*, welche das ursprüngliche Verhalten festgehalten zu haben scheint. Man gewinnt den Eindruck, als handle es sich um eine ältere, nicht mehr funktionierende und eine neuerworbene, sekundäre Bursa. Das führt weiter zu der Annahme, als ob die Neuerwerbung mit einer durch weitere Einstülpung erzeugten Vertiefung der Vagina zusammenhinge. Danach wäre der untere Teil erst sekundär gebildet. Die Bezeichnung der Vagina hat nur Geltung für die obere Bursa, der unteren gegenüber müßte sie „Oviduct" heißen.

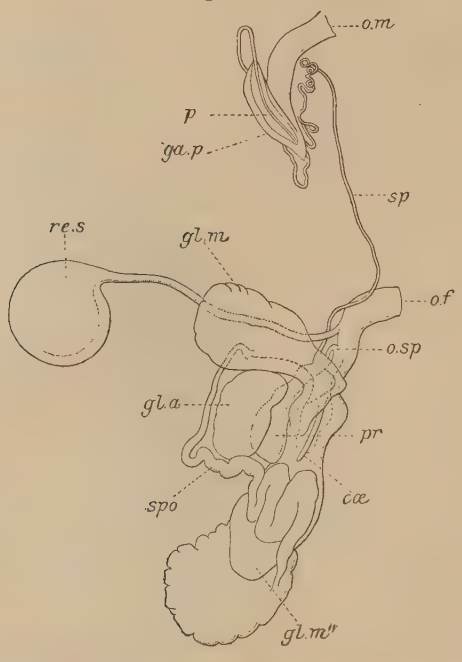
Nicht genügend geklärt scheint das gegenseitige Verhältnis der weiblichen Drüsen von *Chilina*, der Eiweißdrüse, des aufgewundenen Schlauches (Spiralgang s. u.) und der Uteruswand. Letztere beiden haben wohl zusammen als Nidamentaldrüse zu gelten, mit verschiedener Leistung bei der Ablage des Laichs.

Latia.

Die Form, von der wir Pelseneer die Beschreibung verdanken, mag hier stehen, weil auch sie die Anlage einer weiblichen Vesicula zeigt. Sonst sind Eigenheiten genug vorhanden. Die Genitalöffnungen sind weit getrennt, wie bei den Limnäen, *Chilina* usw. Aus der kompakten Zwitterdrüse kommt ein auffallend erweiterter, in mehrere Schlingen gelegter,

langer Zwittergang, der sich distal verjüngt und die Anhangsdrüsen aufnimmt, die Eiweißdrüse und zwei Nidamentaldrüsen; die erste sitzt ihm seitlich an, das Lumen der letzteren durchzieht er als Spermoviduct in langgewundenem Verlauf. Ein enges Coecum als „Vesicula" findet sich gegen das untere Ende. Bald darauf erfolgt die Abzweigung des Samenleiters, der eine umschlossene Prostata von ovalem Umriß trägt. Fast unmittelbar darauf folgt der Gang der kugligen Bursa; der Rest des weiblichen Ganges ist eine ziemlich kurze Vagina. Der Samenleiter, im Integument gestreckt, knäuelt sich nachher lang auf und durchbohrt die einfache Glans, die als Penis im Grunde einer schlauchförmigen Penisscheide liegt. Als besonders charakteristisch hat wohl die Beschränkung der Prostata auf das Vas deferens und die rein weibliche Natur der Spermoviductdrüsen zu gelten.

Fig. 162.



Genitalorgane von *Latia neritoides*. Bezeichnungen wie in Fig. 160. Dazu *cœ* Blindsäckchen. *pr* Prostata. Nach Pelseneer.

Gadinia (XXV. 6—11).

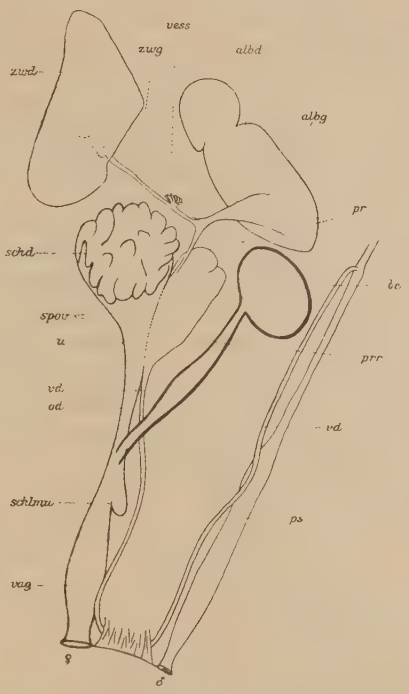
Ältere Angaben von Hutton, Lacaze-Duthiers, Pelseneer und Plate sind durch die eben erschienene Arbeit von Schumann*) überholt.

Die Genitalöffnungen liegen einander nahe, die männliche am Kopf die weibliche noch vor dem vorderen Sohlenrand. In der Zwitterdrüse sind anfangs Eier und Sperma, später nur Eier. Von den Eiern sind manche dotterfrei, vermutlich werden sie als Nährzellen der Eier an diese ihren Vorrat abgegeben haben. Ein Paar Windungen des Zwittergangs liegen noch innerhalb der Zwitterdrüse, nachher verläuft er gerade und trägt unten einseitig gehäufte und gewundene Aussackungen als Vesiculae seminales. Sie sitzen voller Sperma und haben Wimperepithel, zum

*) W. Schumann, Über die Anatomie und die systematische Stellung von *Gadinia peruviana*, Sowerby und *Gadinia Garnoti*, Payraudeau. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. Bd. IV. 1911.

Unterschied von *Siphonaria* (s. o.). Dann folgt der Ausführungsgang der Eiweißdrüse. Daß aber bereits der enge Gang zwischen der Vesicula und der Eiweißdrüse zum Spermoviduct und nicht, wie bisher angenommen, zum Zwittergange zu rechnen ist, beweist wohl das Übergreifen der ersten Divertikel der Nidamentaldrüse bis auf ihn hinauf, wie es Schumann von der einen Art meldet. Der Spermoviduct, aus zwei Rinnen gebildet, trägt also auf der weiblichen Seite außer den Drüsen in seiner Wand eine gesonderte Schleim- oder Nidamentaldrüse, der männliche entsprechend eine wenig scharf umschriebene Prostata. Auf eine kurze Strecke im oberen Teil scheint noch eine besondere histologische Differenzierung eine kleine Schleimdrüse erzeugt zu haben, deren Zugehörigkeit zur weiblichen oder männlichen Seite zweifelhaft ist. Wechselnd an den Drüsen ist die Häufung der secretorischen Zellen unter den Stützzellen und ihre Zusammenfassung zu besonderen Follikeln durch Bindegewebsüberzüge. Doch erweitern sich alle Drüsenzellen stark unter dem Epithel, das zu schmalen Stützzellen herabgedrückt ist. Das Secret ist in den verschiedenen Abschnitten verschieden körnig oder gleichmäßig. Nach Abspaltung des Vas deferens folgt ein kurzer Oviduct, der nach Aufnahme des Bursagangs zur weiteren Vagina wird. Diese ist bei *G. Garnoti* beträchtlich hürzer als bei *G. peruviana*, welche nach Schumann die höhere Stufe darstellt. Die Verlängerung ihrer Vagina hat Oviduct und Bursagang nach oben geschoben und zu charakteristischer Umbiegung veranlaßt, die bei *G. Garnoti* fehlt. Damit hängt eine weitere Differenzierung zusammen. Aus den wechselnden Ring- und Längsmuskelschichten der Vagina entwickelt sich in deren oberen Ende bei *G. peruviana* ein einseitiger, aus Ringfasern gebildeter Schließmuskel, der wahrscheinlich bei der Copula in Tätigkeit tritt. Plate hielt ihn für eine Spermatocyste. Die Ring-

Fig. 163.



Schematische Übersicht des Genitalapparates von *Gadinia Garnoti*. *albd* Eiweißdrüse. *albg* deren Ausführgang. *bc* Bursa copulatrix. *od* Oviduct. *pr* Prostata. *prr* Prostatarinne am Spermoviduct. *ps* Penis. *schd* Schalendrüse. *schlmu* Schließmuskel. *spov* Spermoviduct. *u* Uterus. *vag* Vagina. *vess* Vesiculae seminales. *zwd* Zwitterdrüse. *zwg* Zwittergang. Nach W. Schumann.

fasern der Vagina bilden keine fortlaufenden Kreise, vielmehr treffen sie an der Ventralseite von beiden Seiten zusammen und durchflechten sich. Vereinzelte Radialfasern, Schleimdrüsen und Falten kommen dazu. Der Samenleiter, mit nur kurzem Verlauf im Integument, verengert sein Lumen auf Kosten des zunehmenden Muskelbelags. Er durchsetzt den Penis oder die Glans, die durch ein dichtes Muskelgeflecht versteift wird, etwas excentrisch bis zur Spitze. Die Penisscheide ist in der unteren Hälfte dick mit abwechselnden Muskellagen, nach oben zu dünner mit äußerer Längs- und innerer Ringfaserschicht. Von ihr aus entwickelt sich noch eine innere Penisscheide, d. h. es springt ein central durchbrochenes konisches Septum vor, durch welches die Spitze des viel tiefer im Innern liegenden Penis heraustritt. Die innere Penisscheide und der obere Teil der äußeren scheinen nebst der Wand der Bursa die einzigen Teile des Genitalapparates zu sein, die nicht wimpern. Übrigens hat die Penisscheide im Innern eine eigentümliche Spiralfalte (XXV. 8). Schumanns Annahme, daß sie zur Spermatophorenbildung Bezug hätte, scheint unbegründet, wie denn auch keine Spermatophoren beobachtet sind. Penisprotraktoren fehlen, die Ausstülpung kann wohl nur durch Blutdruck und Peristaltik erfolgen. Anfangs liegt der Penis rechts vom Pharynx, nach der Copula (gelegentlich?) über ihm. Als Abnormität verdient die Gabelung und Wiedervereinigung des Samenleiters in einem vereinzelten Fall Erwähnung.

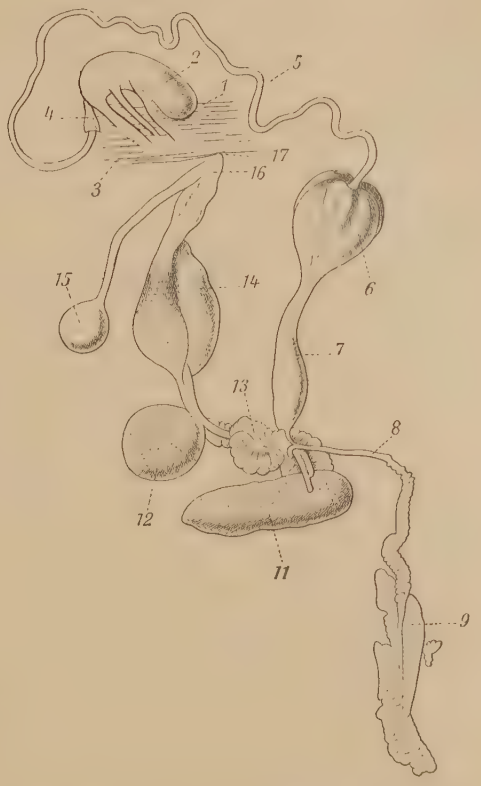
Limnaea und *Ancylus* (XXV. 12—14; XXVI. 1. 2).

Für *Ancylus* liegt Lacaze-Duthiers letzte Arbeit vor, für *Limnaea* außer älteren Beschreibungen von Paasch, Schumann, Baudelot u. a. die neueren von Eisig und Klotz.

Bei den Limnaeiden kehren nur schon erwähnte Bestandteile wieder, doch mit mancher Steigerung. Die Acini sind an dem Zwittergange bei *Limnaea* auf eine lange Strecke verteilt nach Taylor (Monograph I S. 358), bei *Ancylus fluviatilis* gruppieren sie sich zu einem Kegel und münden gemeinsam (Lacaze-Duthiers). Der Zwittergang erweitert sich beiderseits zu zahlreichen Vesiculae seminales. Unten teilt er sich gleich, ohne ein Receptaculum seminis zu bilden, in die männlichen und weiblichen Wege, so daß kein Spermoviduct zustande kommt. Man müßte denn die erweiterte Tasche von *Ancylus* (XXVI, 1C), die Lacaze-Duthiers auch den Scheideweg nennt, als solchen auffassen. Mit faltigen Wänden, innen wimpernd, enthält dieser Raum die Mündungen des Zwittergangs, des Ei- und des Samenleiters. Vielleicht dient er zugleich als Befruchtungstasche. Für die japanische *Limnaea okinawensis* gibt Jacobi an, daß der männliche Gang dem weiblichen fest aufgelagert sei, und zeichnet entsprechend einen Spermoviduct. Der Oviduct zeigt wohl die höchste Gliederung schlechthin, bei *Ancylus* hat er drei drüsige Erweiterungen, von denen die oberste nach der Eiweißdrüse eine besondere Anhangs-

drüse aufnimmt; eine noch größere sitzt der mittleren an. Hier ist die Gliederung der Nidamentaldrüse vermutlich für verschiedene Schalenschichten und den den Laich bildenden Schleim am weitesten gediehen. Bei *Limnaea* trägt der obere Teil die üblichen Aussackungen der Uterusmanschette, am verengten mittleren Abschnitt sitzt die kugelige Anhangsdrüse, unten folgt noch die Aussackung zum birnenförmigen Körper mit quergestreifter Wand. Baker bezeichnet die kugelige Anhangsdrüse und den birnförmigen Körper als secundäre Eiweißdrüsen, ‚albuminiparous glands', was schwerlich angängig ist. Der Bursagang tritt in beiden Fällen erst nahe an der weiblichen Öffnung zum Oviduct, so daß von einer Vagina kaum geredet werden kann. Die Bursa und ihr Gang bilden Artmerkmale. Bei *L. ovata* ist sie oben in einen dreieckigen Zipfel ausgezogen. Die Prostata beginnt bei *Ancylus* mit Aussackungen des proximalen Samenleiterendes, und der Schlauch bleibt noch eine Strecke weit drüsig verdickt. Bei *Limnaea* liegt eine drüsige Anschwellung proximal, und dann folgt noch eine Anschwellung von besonderer Form, die gewöhnlich als Prostata bezeichnet wird. Das Vas deferens erhält im distalen Teil unter dem Epithel eine dicke Ringmuskellage, zwischen ihr und der äußeren bindegewebigen, mit schwachen Längsfasern ausgestatteten Hülle liegt eine Lage großer Zellen mit kleinem Kern, die von Eisig als Drüsen gedeutet werden, vermutlich aber Leydigsche Bindegewebszellen sind. Da der

Fig. 164.



Genitalorgane von *Limnaea stagnalis*. *1* Männliche Öffnung. *2* Großer Penisschlauch (Penisscheide). *3* Protractoren des Penis. *4* kleiner Penisschlauch. *5* Vas deferens. *6* Prostata. *7* Abgeplattete Erweiterung des Vas deferens. *8* Zwittergang. *9* Zwitterdrüse. *11* Eiweißdrüse. *12* ‚Nidamentaldrüse'. *13* ‚Uterus'. *14* ‚Birnförmiger Körper'. *15* Bursa copulatrix. *16* Vagina. *17* Weibliche Öffnung. Nach Baudelot. Aus Lang-Hescheler.

weibliche Porus am Mantel, der männliche vorn am Tentakel liegt, tritt der Samenleiter auf eine Strecke ins Integument über. Der Penis ist kompliziert, bei *Limnaea* ein kleiner Penisschlauch, der in den großen Penisschlauch oder die Scheide übertritt. Der kleine Schlauch enthält den eigentlichen Penis als eine lange cylindrische, central durchbohrte Glans, der große ist die Penisscheide, präputiumartig. Beide haben ihren Retractor, dazu die Penisscheide eine Anzahl Protractoren vom Diaphragma her. Die Größendifferenzen zwischen großer und kleiner Scheide bilden wieder Merkmale der Spezies. Baker beschreibt die Pro- und Retractoren genau und verwendet ihre manigfachen, wiewohl unerheblichen Abweichungen zur Artunterscheidung (l. c.).

Der Penis von *Ancylus* ist durch Chondroidelemente versteift, quergelagerte Zellen mit verdickter Membran, unter der Spitze eine einzelne, nach unten an Zahl zunehmend.

Der kurze, gedrungene Penis von *Ancylus* hat eine lange Appendix voraus, die ich auf die Lippendrüse oder den Pfeilsack beziehen möchte. Differenzen teils nach dem Reifezustand, teils nach der Art betreffen besonders den Eileiter von *Limnaea* mit seinen Drüsen. Zuzeiten schwillt auch der mittlere Teil gewaltig an, bei der japanischen *L. okinawensis* verbindet sich der Zwittergang erst mit dem untersten Abschnitt des stark gefalteten Uterus, darüber soll die Eiweißdrüse und zu oberst die kleine Nidamental- oder Schalendrüse sitzen, also in umgekehrter Folge (?); zuletzt kommt der birnenförmige Körper. Das untere Ende der Prostata, die auf der Seite des Oviducts tief eingedrückt ist, wohl ein Zeichen früherer Verschmelzung, schlägt ihr unteres Ende nach oben zurück, um dann erst in den engen Samenleiter überzugehen. Auch die beiden Penisabschnitte sind schwächer abgesetzt; kurz die östliche Form zeigt etwas primitivere Verhältnisse. Paasch nimmt die Größenunterschiede zwischen Penis und Penisscheide als Artmerkmale innerhalb der Gattung *Limnaea*.

Copula.

Über die Begattung sind wir bei dieser Gruppe am besten unterrichtet. Auffallend sind zwei Tatsachen, der Mangel des Vorspiels und der damit verbundenen Erregung, sowie die einseitige, nicht wechselseitige Befruchtung. Das untere Tier dient lediglich als Weibchen, kriecht und frißt ruhig weiter, während das als Männchen wirksame auf seine Schale steigt und den Penis in die Vulva einsenkt (XXV 12, 13). So bekannt als selten beobachtet sind jene Fälle, wo ein drittes Tier das obere besteigt und dieses befruchtet, dazu ein viertes usw. Das unterste Individuum der Kette verhält sich dabei also rein weiblich, die Mittelglieder zugleich männlich und weiblich, das oberste rein männlich.

v. Baer beobachtete zuerst die Selbstbegattung der *Limnaea*, welche den Penis in die eigene Vulva einführte.

Nach Lacaze-Duthiers streckt *Ancylus* bei der Eiablage gelegentlich die weibliche Öffnung in Form einer kleinen Papille vor (XXV 13), wie ich ähnliches von einer kleinen *Janthina* beschrieb.

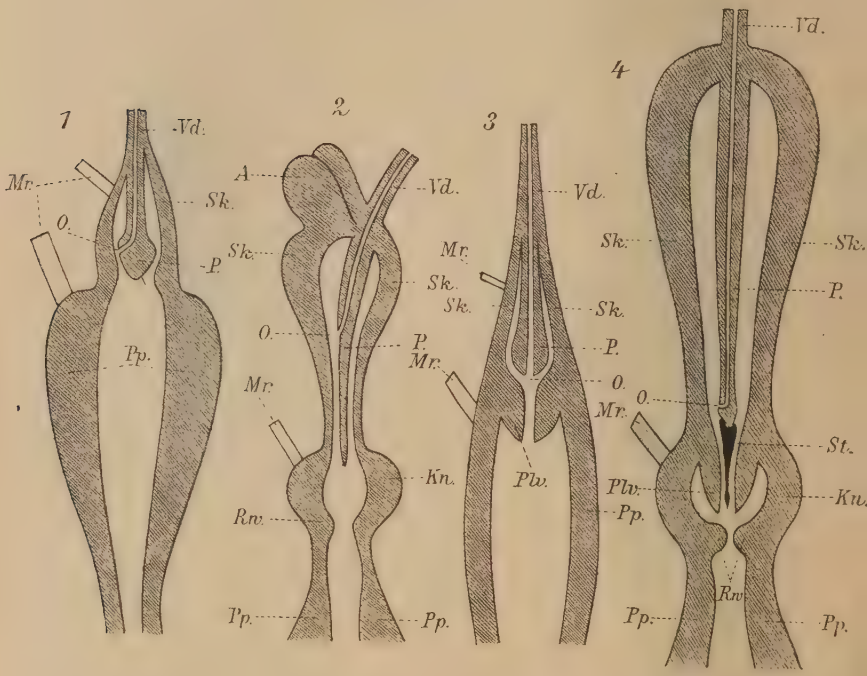
Die Planorbiden (XXVI. 3. 4).

Planorbis, für den wir nebst Baudelot Buchner die genaueste Untersuchung verdanken, schließt sich in der durchgreifenden Trennung des Spermoviducts in gesonderte Genitalwege eng an die Limnaeen an; die Drüsen sind etwas einfacher, die Prostata scharf umschrieben. Der Hauptunterschied liegt in der Komplikation der Rute, deren Glans mit einem soliden Stilet versehen sein kann, als höchste Steigerung innerhalb der Basommatophoren.

Die Zwitterdrüse liegt bei *Pl. corneus* in der Leber, bei den anderen füllt sie die Spitze der Spira aus. Daher ist sie bei jenen weiß, bei diesen bräunlich durch das Pigment- und Kalkkonkretionen enthaltende Bindegewebe des Mantels. Der Zwittergang trägt die Vesiculae seminales in wechselnder Ausbildung, am stärksten bei *Pl. vortex*, *rotundatus* und *contortus*; doch zum Schluß keine Befruchtungstasche. Ähnlich der Zwitterdrüse erscheint die Eiweißdrüse bei großen Arten mehr kompakt, bei kleinen kaulrig, weil die einzelnen Follikel nicht proportional mit der Körpergröße abnehmen. Umgekehrt ist der Oviduct bei den kleinen Spezies gleichmäßig, bei den großen ist er durch die verschiedene Ausbildung des Drüsenbesatzes in mehrere Abschnitte zerlegt, von denen der proximale am meisten schwillt. Die Vagina enthält wie bei *Limnaea* Längsfalten und Muskelbelag. Die Größe der kugeligen Bursa copulatrix, die stets von Sperma strotzt, richtet sich nach der Produktion des Samens und damit nach der Entwicklung der Vesiculae seminales, so daß die genannten drei Arten auch die größte Bursa haben, die mit einem großzelligen Epithel ausgekleidet ist. Das Vas deferens flimmert durchweg, am stärksten aber in dem Abschnitt oberhalb der Prostata, wohl um die Zoospermien aus dem Zwittergang herüberzuleiten. Zwischen den Flimmerzellen stehen Drüsenzellen, die Buchner im unteren Teile, wo sie Eisig für *Limnaea* angibt, vermißt. Die Muskulatur nimmt nach unten zu und ist namentlich zu einer sehr starken Ringfaserlage entwickelt. Die Bindegewebshülle ist pigmentiert. Die Prostata, zu einer seitlich ansitzenden Drüse lokalisiert, zeigt wieder in ihrer Gliederung die Abhängigkeit von der Körpergröße. Bei *Pl. corneus* bildet sie eine kompakte Masse in gemeinsamer Bindegewebshülle, bei den übrigen treten einzelne Follikel hervor, bei *Pl. carinatus* und *Pl. marginatus* über 40, bei *Pl. vortex*, *Pl. rotundatus* und *Pl. contortus* 20 bis 30, bei *Pl.* (*Segmentina*) *nitidus* meist nur 12. Die Follikel münden einzeln oder zu Gruppen vereinigt in den Samenleiter. In den tätigen Drüsenzellen sind die Kerne bis zur Unkenntlichkeit degeneriert. Ein Teil des Samenleiters läuft auch hier in der Muskulatur des Integuments.

Die Bewaffnung des Penis, früher nur von Ficinus und Lehmann beachtet, führte letzteren zur Einteilung der Gattung in armati und inermes. Buchner unterscheidet vier verschiedene Typen, die indes ineinander übergreifen. Als Penis bezeichnet er die durchbohrte Glans, als Schwellkörper deren Scheide, die „kleine Penisscheide" der Limnaeen, als Praeputium die „große Penisscheide".

Fig. 165.



Die vier Typen des Penis von *Planorbis*. *A* Blindsackartige Anhänge. *Kn* Knopfartige Anschwellung der Penisscheide. *Mr* Penisretractor. *O* Mündung des Samenleiters. *P* Penis. *Plv* Papillenartiger Vorsprung, Stilettscheide. *Pp* Unterer Teil der Penisscheide (Praeputium). *Rw* Ringwulst. *Sk* Oberer Teil der Penisscheide, Schwellkörper. *Vd* Samenleiter. Nach Buchner.

Typus I. Praeputium groß, proximal am weitesten, achtmal so lang als der Schwellkörper. Der Samenleiter mündet seitlich unterhalb der Penisspitze, die eichelförmig anschwillt. Praeputium und Schwellkörper scharf abgesetzt: *Pl. corneus.*

Typus II. Praeputium kurz, distal am weitesten. Zwischen ihm und dem Schwellkörper eine kuglige Anschwellung. Penis schlank, an seiner Wurzel mit zwei Blindsäckchen, Mündung des Samenleiters weit hinter der Penisspitze: *Pl. nitidus* und *complanatus.* Sind die Coeca Reste einer Pfeildrüse?

Typus III. Praeputium groß, keulenförmig, vom kurzen Schwellkörper äußerlich nicht abgesetzt. Innen dagegen ein trennender, papillenartiger Ringwulst. Penis an der Spitze durchbohrt. *Pl. marginatus* und *carinatus.*

Typus IV. Praeputium kurz, distal geschwollen. Schwellkörper und Penis sehr lang. Zwischen Praeputium und Schwellkörper eine kuglige Anschwellung, beiderseits durch einen Ringwulst verengert. Penis mit stilettartigem Pfeil, unter dem der Samenleiter seitlich mündet: *Pl. contortus, vortex, rotundatus, albus, cristatus.*

Der Penisretractor sitzt an der Grenze zwischen großer und kleiner Scheide, oder Praeputium und Schwellkörper, bei den großen Arten entsendet er einen schwächeren Zweig zum Schwellkörper.

Histologisches: Nur der Samenleiter trägt Wimperepithel. Beim Eintritt in den Penis erleidet seine mächtige Ringmuskulatur eine starke Reduktion zugunsten der Längsfasern. Erst das Praeputium, das im Innern Längswülste zeigen kann, erhält wieder eine schwache subepitheliale Ringfaserschicht. Sowohl der Penis selbst, als namentlich die Scheiden, enthalten mächtige Längsmuskeln, die sich zum Teil lockern und dann durchflechten. Es lagern sich Schleimzellen ein, so gut wie in der Penisspitze; dazu kommen Blutlacunen. Das gelbbräunliche Stilett, bei *Pl. vortex* unter der Spitze zu Widerhaken erweitert, besteht aus Conchin mit eingelagertem Kalk, mit verstärkter Rindenschicht. Zuerst wird die Spitze, zuletzt die kronenförmig erweiterte Basis gebildet.

Baker (l. c.) gibt neuerdings eine Abbildung der Genitalorgane des amerikanischen *Pl. trivolvis Say*, mit Re- und Protractoren, doch ohne Berücksichtigung der inneren Struktur, so daß ein näherer Vergleich mit den europäischen Formen ausgeschlossen bleibt.

Physa.

Physa fontinalis und *Aplexa hypnorum* unterscheiden sich, wie es scheint, erheblich. *Aplexa* würde sich nach Lehmanns Zeichnung näher an die Limnaeen anschließen, denn der Penis besteht aus einem erweiterten distalen und einem engeren proximalen Abschnitt. Daß der letztere krummstabförmig gebogen ist, ist wohl unerheblich. Bei *Physa fontinalis* ist der Penis viel länger, beginnt mit einem schlank birnförmigen, pigmentierten Schlauch, an dem neben dem Eintritt des Samenleiters zwei Retractoren sitzen; nachdem der Schlauch sich verjüngt hat, kommt ein schwach abgesetzter enger Hals und dann, mit einem Retractor versehen, das cylindrische Endstück, mit Glans an der Spitze und einer Drüse an der Seite. Hier ist nähere Untersuchung erwünscht.

Übersicht.

Wesentlich dürften etwa folgende Punkte sein, die, als bisher meist vernachlässigt, hervorgehoben zu werden verdienen:

1. Die Zusammensetzung des Zwitterganges aus zwei verschieden gebauten Rinnen bei *Chilina* deutet auf ursprüngliche Trennung selbst dieses Abschnittes, so gut wie Halbierung der Acini in der Zwitterdrüse bei *Amphibola*. Die Flimmerrinne dürfte dem männlichen Gang entsprechen. Mit der Erweiterung des Zwitterganges zu Samenblasen überwiegt sie so, daß jede Spur der anfänglichen Sonderung sich verwischt.

2. Wo ein oberes Receptaculum als Thalamus oder Befruchtungskammer ausgebildet ist, beginnt bereits hier und nicht erst in dem drüsigen geschwollenen Teil der Spermoviduct.

3. Der weibliche oder hermaphroditische Porus liegt anfangs am Mantel, der männliche am Kopf. Beide sind durch eine Flimmerrinne verbunden.

4. Der Penis hat anfangs noch gar kein Vas deferens, das vielmehr sowohl in seinem distalen, wie in seinem proximalen Teil eine Neuerwerbung darstellt, im proximalen Abschnitt als Abspaltung vom Genitalschlauche, im distalen als centripetale Sprossung.

5. Bei *Siphonaria* sproßt neben dem Penis, der selbst fehlen kann, distal ein Epiphallus zur Spermatophorenbildung heraus, noch vor der Anlage eines Samenleiters.

6. Bei verschiedenen Formen verbindet sich mit dem Penis eine Pfeildrüse, vermutlich von einer Lippendrüse aus durch Funktionswechsel: *Ancylus*.

7. Der Penis kann durch Cuticularisierung ein Stilet (*Planorbis*) oder Haftpapillen erhalten (*Chilina*). Kalkeinlagerung kann bei ihm (*Planorbis*) oder in der Scheide hinzutreten (*Chilina*).

8. Bei der Bursa copulatrix bleibt es fraglich, inwieweit sie durch Einstülpung von dem Atrium genitale aus oder durch Abspaltung vom Genitalschlauch aus entsteht. Die sogenannte weibliche Vesicula seminalis scheint eine sekundäre Bursa zu sein.

Somit verbirgt sich innerhalb der Basommatophoren eine große Summe heterogener Anlagen.

Gemeinsam scheint allen die Eiablage. Viviparität ist nirgends beobachtet.

b) Soleoliferen.

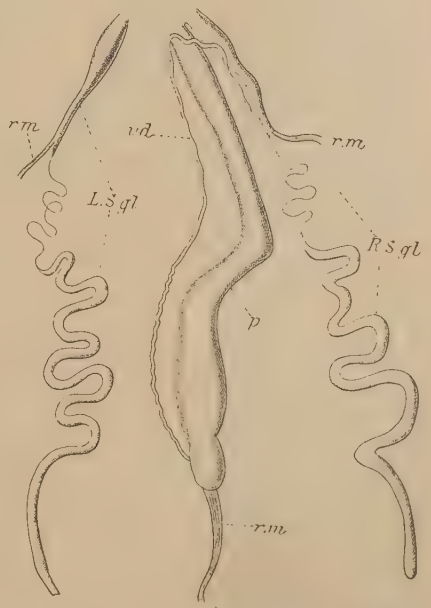
Bezeichnend ist die scharfe Trennung des männlichen Porus vom weiblichen in der Linie Rathouisiiden—Vaginuliden—Oncidiiden. Der männliche, in unmittelbarer Nachbarschaft der rechten Tentakel, kann sich verbergen dadurch, daß er in die Fußrinne mündet, also äußerlich gar nicht sichtbar ist. Der weibliche liegt bei *Atopos* weit vorn mit dem After zusammen, bei den Oncidiiden am Hinterende oder nahe am Hinterende, bei den Vaginuliden zwischen dem ersten und letzten Viertel des rechten Hyponotums in wechselndem Abstande von der Fußrinne. Daß bei den Oncidiiden eine äußere Flimmerrinne zwischen beiden Poren entlang zieht, wurde früher erwähnt. Das Vas deferens verläuft immer auf

dieser Linie im Integument. Der Penis ist bei *Atopos* mit der rechten Simrothschen oder Lippendrüse verbunden. Bei den anderen, denen die entsprechenden Lippendrüsen fehlen, ist er entweder ohne jede Drüse, oder er verbindet sich mit einer Pfeildrüse, die nach ihrer Form und Lage auf die rechte Lippendrüse zu beziehen ist. Sie vervielfacht sich bei den meisten Vaginuliden. Die Zwitterorgane zeigen starke Wandlungen. Bei *Atopos* gleicht der Spermoviduct dem der typischen Stylommatophoren, Anhangsdrüsen fehlen, bei den Vaginuliden ist er kaum ausgebildet, die Trennung der männlichen und weiblichen Wege ist so stark wie bei den Limnaeiden und Planorbiden, die Oncidiiden nehmen in dieser Hinsicht eine mittlere Stellung ein, werden aber durch die besondere Ausbildung der Anhangsdrüsen kompliziert, ja sie erhalten in der paarigen Eiweißdrüse, wie es scheint, einen höchst auffälligen Zug. Für die Vaginuliden ist die sekundäre Verbindung des Vas deferens mit der Bursa oder dem Bursagang bezeichnend. Somit hat jede Familie ihre Eigentümlichkeiten.

Oncidiiden (XXVI. 5—10; XXVII).

Seit Cuvier haben sich namentlich Keferstein, Semper, Bergh, Joyeux-Laffuie, Plate, v. Wissel und Stantschinsky mit der Anatomie beschäftigt. Klarheit wurde zuerst über die männlichen Copulationswerkzeuge erlangt, die Zwitterorgane wurden erst von den beiden letztgenannten völlig erkannt, weil sie, bei der Konservierung meist sehr bröcklig geworden, der Entwirrung besondere Schwierigkeiten bereiten. Es kommt dazu, daß sie nach zwei wesentlich verschiedenen Typen gebaut sind. Einzigartig ist die Verdopplung der Eiweißdrüse, die zu zwei symmetrischen Organen geworden ist. Nicht weniger befremdlich ist die späte Trennung des einheitlichen Genitalschlauches in die männlichen und weiblichen Wege, sie hat in der Literatur Verwirrung angerichtet. Sporadisch tritt an der Vagina eine Oviductdrüse auf als gewundener Blindschlauch. Ebenso ist der Penis bald mit einer

Fig. 166.



Penis und Lippendrüsen von *Atopos maximus*. *P* Penis. *L.S.gl* Linke, *R.S.gl* rechte Simrothsche Drüse. *r.m* Retractoren. *vd* Samenleiter. Nach Collinge.

Pfeildrüse ausgestattet, bald ein einfacher Schlauch. Im einzelnen herrschen viele Verschiedenheiten.

Der männliche Porus liegt entweder nach innen vom rechten Tentakel bei *Oncis* und *Oncidium* oder nach außen vom rechten Fühler bei *Peronina*, *Oncidina* und *Oncidiella*. Die weibliche Öffnung liegt hinten neben dem After, aber bei *Oncidium multinotatum* ein Stück vor ihr, was wohl nicht mit Plate als Verschiebung, sondern umgekehrt als primitiver Zustand aufzufassen ist.

In der Zwitterdrüse, die stets am Hinterende liegt, entstehen die Eier mehr an der äußeren, das Sperma mehr an der inneren Hälfte, ein Zustand, der wohl durch das Herausdrängen der wachsenden Ovula bedingt wird. Die Acini gruppieren sich zu einer Anzahl Lappen, mit meist engen Ausführgängen, die dann zum erweiterten, „drüsigen“ und geknäuelten Zwittergange zusammentreten. Bisweilen greift seine Struktur bereits auf die noch getrennten Gänge über. Bei *Oncidina australis* kommt nach Plate eine völlige Halbierung zustande, indem je 4 Lappen mit kürzeren Ausfuhrgängen zusammentreten zu einem Sammelgang, die beiden Sammelgänge verbinden sich erst nach langem, geschlängeltem Verlaufe zum einfachen Zwittergang. Der Zwittergang, wieder verengt, nimmt schließlich eine verschieden große, oft auffallend stattliche Befruchtungstasche (Vesicula seminalis) auf, die bisweilen durch eine einfache Verdickung vertreten wird. Die Funktion ist wohl zweifelhaft. Sie dient vermutlich als Befruchtungstasche, mag das Sperma von einem fremden Individuum stammen oder nicht. Als Vesicula würde der erweiterte Zwittergang funktionieren.

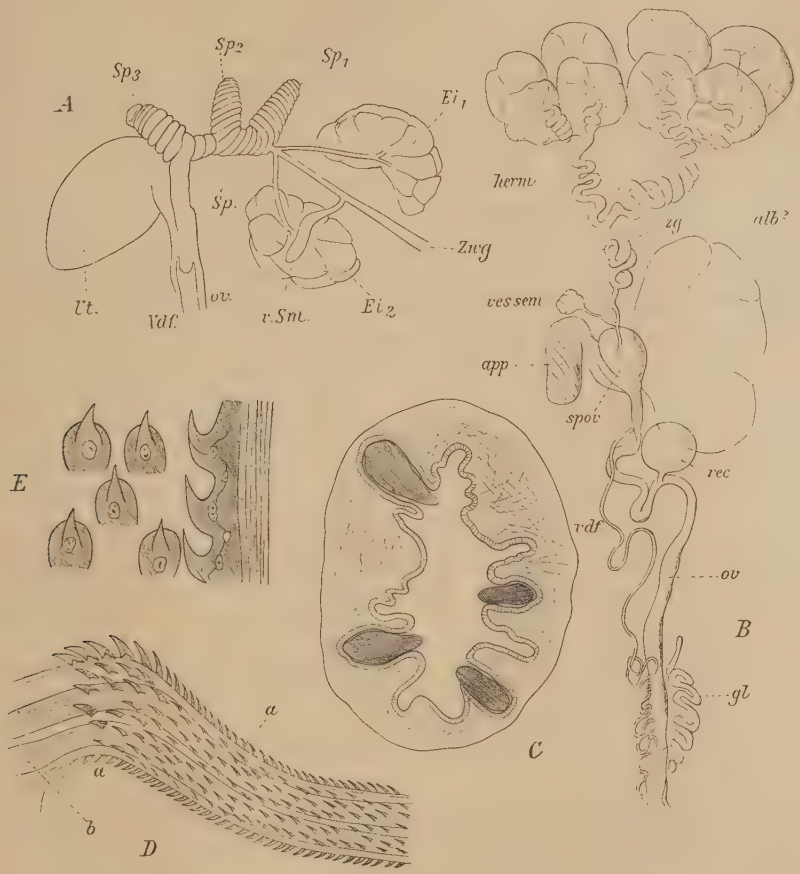
Der nun folgende Gang, der anfangs noch eng bleibt, wird bald als Spiralgang, bald als Spermoviduct bezeichnet. Er nimmt zunächst die beiden Eiweißdrüsen auf, zwei gleichgebaute, sekundär und tertiär gelappte Organe.

Der weitere Bau zerlegt die Familie in zwei anscheinend scharf getrennte Gruppen, die eine umfaßt die *Oncidiella*-Arten, die andere die übrigen.

Oncidiella celtica hat nach Joyeux-Laffuie einen dicken Spermoviduct mit einem unpaaren, spiral gedrehten Anhang, der möglicherweise nur ein aufgeknäuelter Teil ist (s. u.) Für *Oncidiella maculata* zeichnet ihn Plate als einfachen Sack. Bei den anderen Arten zerlegt v. Wissel den Komplex weiter und findet außer den paarigen Eiweißdrüsen noch zwei ebenfalls symmetrisch geordnete Spermoviductdrüsen, die den Eiweißdrüsen gegenüber einmünden, und dazu noch eine breite, zweischenklige Anhangs- oder Appendixdrüse, die sich quer über die vorigen hinweglegt. Der Spermoviduct bleibt ziemlich eng. Die vielappigen Eiweißdrüsen münden durch enge Kanäle, die Spermoviductdrüsen münden weit und sind wenig gelappt, die Anhangsdrüse hat einfache Wände. Dem entspricht der histologische Bau. Die Drüsen

bestehen durchweg aus Drüsen- und Stützzellen, aber nur in der Anhangsdrüse bilden sie eine gleichmäßige Epithelschicht, während sie sich

Fig. 167.



Genitalorgane von Oncidiiden. *A* Oberer Teil der Genitalien von *Oncidium Meriakrii*. *B* Zwitterorgane von *Oncidina australis*. *C* Querschnitt durch den Penis von *Oncidiella reticulata* mit den Kalkabscheidungen. *D* Hinterer Abschnitt des ausgestülpten Penis von *Oncidium verruculatum*. *E* Zähne aus der vorderen Hälfte des Penis von *Oncidium transhiferma*. *a* Zähne. *b* Muskeln. *alb* Eiweißdrüse. *app* Appendix (Spiralgang). *Ei* Eiweißdrüse. *gl* Weibliche Anhangsdrüse. *herm* Zwitterdrüse. *ov* Eileiter. *rec* Bursa copulatrix. *Sp* Spiralgang. *spov* Spermoviduct. *Ut* Uterus. *vdf* Vas deferens. *ves sem*, *v.Sm* Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche. *zg*, *Zwg* Zwittergang. *A* nach Stantschinsky. *B—E* nach Plate.

in den übrigen zu mehreren Schichten drängen. Nur der Spermoviduct wimpert.

Die anderen Gattungen haben nach dem Eintritt der Eiweißdrüsen einen langen, nur wenig verdickten, einheitlichen Genitalgang, der seine

Länge durch Zusammenknebeln verkürzt. Die früheren Autoren dachten an spiralig gedrehte Anhänge, aber Stantschinsky zeigte, daß nur der Gang selbst durch zwei- oder dreifache Knebelung scheinbar ebensoviele Anhangsdrüsen vortäuscht. Damit wird auch Plates Annahme hinfällig; es müßte denn sein, daß das verschiedene Aussehen durch die Einlagerung verschiedenartiger Drüsenzellen in den einzelnen Abschnitten erzeugt würde. Nach der letzten Spiraltour schwillt der Gang etwas an, und hat dann noch eine seitlich ansitzende, bisweilen gestielte Anhangsdrüse, von Stantschinsky als Uterus bezeichnet, in Wahrheit wohl eine Nidamentaldrüse, während der Spiralgang selbst vermutlich als Schalendrüse wirkt, und zwar in den Abschnitten verschieden für verschiedene Schalenschichten (s. u.). Von einem eigentlichen Spermoviduct kann wohl kaum die Rede sein, trotz der Bezeichnung in der Literatur; denn kurz nach Aufnahme der Nidamentaldrüse teilt sich der einheitliche Gang in Ei- und Samenleiter, ohne daß man vorher die Zusammensetzung aus zwei verschiedenen, zusammengelöteten Rinnen irgendwo an den Zeichnungen wahrnehmen könnte. Die Deutung der einzelnen Drüsen ist freilich nicht gesichert und kann wohl nur am lebenden Objekt festgestellt werden. Namentlich ist es auffällig, daß in keiner Beschreibung von einer Prostata die Rede ist. Denn der Samenleiter läuft unverändert bis an die weibliche Geschlechtsöffnung, wo er in die Cutis einbiegt, um nach vorn zum Penis zu ziehen. Dabei zeigt er dieselben Unterschiede in seiner Länge, wie oben der gemeinsame Genitalgang, er geht entweder in direkter Linie, oder er schlängelt sich, bis er schließlich vor dem Eintritt ins Integument ein Knäuel bildet. Am wahrscheinlichsten ist wohl die drüsige Erweiterung der Wand des kurzen, gewöhnlich als Spermoviduct bezeichneten Stückes als Prostata anzusprechen. Der Oviduct ist zunächst kaum stärker als das Vas deferens. Er trägt durchweg die rundliche große Bursa copulatrix (Receptaculum seminis autt.), dessen Wand bei *Oncidium griseum* einerseits eine sehr zarte Calotte bildet, also in ihren Abschnitten verschieden gebaut ist. Die Bursa ist entweder gestielt oder sitzend und findet sich in stark wechselnder Entfernung vom Genitalporus. Im ersteren Fall pflegt der distale Teil des Eileiters anzuschwellen und muß dann als Vagina gelten. Bei *Oncidium fungiforme* mit sitzender Bursa behält der Oviduct seinen geringen Durchmesser und bildet eine Schlinge, die durch radiär angeordnete Muskeln am Boden der Leibeshöhle angeheftet ist. Stantschinsky meint, daß die Einrichtung wohl zum Hereinbefördern des Samens bei der Copula diene; in der Tat können die Muskeln durch Erweiterung des Eileiterlumens saugend wirken. Ein Verbindungsgang zwischen Bursa oder Bursagang zu anderen Teilen der Geschlechtswege, den Semper zu finden meinte, fehlt, und damit werden v. Iherings Spekulationen über triaule Anlage hinfällig. *Onicidina* und *Oncidiella* allerdings haben nahe am Genitalporus eine schlauchförmige, gewundene Oviductdrüse, gewöhnlich als eine selb-

ständige Erwerbung betrachtet, bald gegenüber dem Bursagange, bald weit unterhalb von ihm. Ob dieser Schlauch vielleicht den Rest irgend einer früheren Verbindung darstellt, muß die Entwicklungsgeschichte entscheiden.

Der Samenleiter verliert, soweit er im Integument verläuft, die Wimpern seines Epithels, wird eng und bewirkt die Fortleitung des Spermas durch seine verstärkte Ringmuskulatur (1029). Vorn, nachdem er an der Basis des Penis wieder in die Leibeshöhle übergetreten ist, entfaltet er wieder eine große Mannigfaltigkeit in bezug auf Kürze und Aufknäuelung, bis er zugleich mit der Insertion des Retractors in das proximale Ende des Penis übergeht. Die Penis- oder Pfeildrüse bleibt, soweit vorhanden, stets ein ungeteilter Schlauch von verschiedener Länge. Aber die Ausstattung ihrer Wand mit ejaculatorischer Muskulatur und die Ausrüstung der Mündungspapille mit einem erhärteten, durchbohrten Stachel schaffen mit entsprechenden Variationen des Penis einen ungemeinen Reichtum spezifischer Merkmale, den zuerst Semper am schärfsten taxonomisch verwertete. Die Variationen des Penis beruhen zum großen Teil auf seiner Ausstattung mit erhärtetem „Chondroidgewebe", das teils in der Wandung der Scheide, teils in der Glans vorhanden ist und ebenso die als Reizorgane wirkenden Zähne aufbaut. Die Zähne gehören dem vorderen Penisscheidenabschnitt an, den man wie bei den Limnaeen als großen Penisschlauch bezeichnen könnte. Plate unterscheidet danach unter geringer Modifikation von Sempers Einteilung folgende Gruppen:

A. Der männliche Porus nach innen vom rechten Tentakel:
Oncidium und *Oncis*, die nach Stantschinsky so eng zusammengehören, daß sie nur den Wert von Untergattungen haben.

I. Mit Pfeildrüse und Chondroidrohr im Penis.
1. Penis vorn mit Chondroidzähnen, hinten mit Chondroidrohr.
Eine Anzahl *Oncidium*-Arten, dazu *Oncis montana* und *glabra*.
2. Penis vorn mit Chondroidzähnen, hinten weich ohne Chondroidelemente.
Eine Anzahl *Oncidium*-Arten.
3. Penis vorn glatt, ungezähnt, hinten mit Chondroidrohr.
Oncidium Amboinae.

II. Mit Pfeildrüse, ohne Chondroidrohr.
Eine Anzahl *Oncidium*-Arten.

III. Ohne Pfeildrüse, mit Chondroidelementen.
1. Nur mit Chondroidzähnen.
Oncidium graniferum.
2. Vorn mit Chondroidzähnen, hinten mit Chondroidrohr.
Oncidium luteum. Eine Anzahl *Oncis*-Arten.
3. Vorn ohne Zähne, hinten mit Chondroidrohr.
Oncis-Arten.

4. Ohne Zähne, ohne Chondroidrohr, aber mit harter Glans.
Oncidium cinereum.

IV. Ohne Pfeildrüse und ohne Chondroidelemente.
Eine Anzahl *Oncidium*-Arten.

B. Der männliche Penis nach außen vom rechten Tentakel:
Peronina. Oncidina. Oncidiella.

V. Mit Pfeildrüse, Chondroidzähnen und Chondroidrohr.
Peronina.

VI. Ohne Pfeildrüse, aber mit Chondroidzähnen und Chondroidrohr.
Oncidina australis.

VII. Ohne Pfeildrüse und ohne Chondroidrohr.
Alle *Oncidiella*-Arten.

Stantschinsky macht darauf aufmerksam, daß in den Genitalien, wie in den übrigen Organen, Übergangsformen durchweg nicht an der Meeresküste leben, sondern dem Lande angehören, nämlich *Oncis montana, Oncidium aberrans, Steenstrupi* und *typhae.* So ist *Oncis montana* die einzige Art innerhalb des Genus, welche eine Pfeildrüse besitzt.

Von Einzelheiten etwa folgendes.

Der Penis wechselt in der Länge von wenigen Millimetern bis weit über Körperlänge. Entsprechend schwankt seine Ausdehnung in der Leibeshöhle und der Ursprung seines Retractors, der etwa 4 Stufen erkennen läßt, vorn seitlich — von der Höhe des Pericards — vom Hinterende der Leibeshöhle — von der linken Körperseite. Die letzte auffallende Modifikation bei *Oncidium nangkauriense* besteht darin, daß links am Boden ein Kanal gebildet wird, der sich hinten in die Leibeshöhle öffnet und vorn blind schließt. Im Blindende entspringt der nach rückwärts gerichtete Retractor, von hinten her dringt der Penis ein mit dem Vas deferens, das wie gewöhnlich an der Insertion des Retractors in den Penis übergeht.

Das Chondroidgewebe besteht aus Bindegewebszellen mit reduziertem Plasma, aber verdickter Wand. Eine Differenz kommt dadurch zustande, daß die Wände benachbarter Zellen miteinander lückenlos verschmelzen oder getrennt bleiben. Die Häufung der Zellen zu verschiedenen Lagen in verschiedenen Abschnitten bedingt spezifischen Habitus. Bei *Oncidium Simrothi* bleibt der Penis auf einfachster Stufe, ohne Chondroidelemente, dafür innen wimpernd und mit phiolenförmigen Drüsenzellen. Die Zähne, an Form und Größe wechselnd, bestehen aus einer oder mehreren abgeplatteten Chondroidzellen hintereinander in säulenförmiger Anordnung. Doch kann auch die Cuticularisierung so weit fortschreiten, daß in einer gleichmäßigen Cuticula nur vereinzelte Zellen liegen oder Nester von solchen. Dann scheint das Epithel zu schwinden. Den ausgestülpten Penisschlauch bedecken die Zähne mit nach hinten gerichteten Spitzen. Bei den Oncidiellen, wo die Chondroidelemente fehlen, wird nach innen in das Lumen des Rohres nach Joyeux-Laffuies Nachweis harnsaurer

Kalk abgeschieden, unter dem Mikroskop bald schwarz, bald glasig-dicht erscheinend. Er sitzt in saugnapfartigen Gruben (Semper). Nach dem französischen Autor wird er bei der Ausstülpung abgeworfen, nach Plate haftet er fest und vertritt die Stelle der Zähne als Reizapparate. Die Abscheidung scheint erst mit der Geschlechtsreife einzutreten. Eine Glans kann auf doppelte Weise an dem ausgestülpten Penis zustande kommen; entweder sitzt im Innern vor der Mündung des Samenleiters seitlich eine undurchbohrte Penispapille von verschiedener Form und Ausstattung mit Chondroidgewebe, bisweilen selbst an der Spitze schwach verzweigt, oder der Penis trägt an der Stelle, bis zu der die Ausstülpung geht, ein kurzes seitliches blindes Divertikel, das bei der Erektion eine Anschwellung an der Spitze bildet.

Die Penis- oder Pfeildrüse fehlt wohl nur bei den Oncidiellen von Anfang an. Bei den übrigen deutet wohl das sporadische Fehlen auf nachträglichen Verlust. Namentlich ist in dieser Hinsicht die am strengsten terrestrische *Oncis montana* maßgebend, da sie allein von der Gattung die Drüse besitzt. Die Drüse ist meist ein langer, zylindrischer Schlauch, oft von vielfacher Körperlänge, daher entsprechend zusammengeknäuelt. Ihre Umwandlung gegen die Mündung läßt verschiedene Kategorien aufstellen. Entweder reicht der Schlauch unverändert bis vorn, wo er mit einer Papille in eine ausstülpbare kurze Pfeildrüsenscheide übergeht, an der Plate gelegentlich einen Retractor zeichnet, oder der Schlauch verjüngt sich, um dann wieder einen spindelförmigen Muskelbelag zu erhalten. Die Muskelspindel dient natürlich zur Ejaculation. Die Papille, mit der die Drüse in die Scheide mündet, bleibt nur bei *Oncis montana*, d. h. auf ursprünglichster Stufe, einfach fleischig. In allen übrigen Fällen trägt sie einen durchbohrten „Penisdrüsenstachel“ oder Liebespfeil, durch den sich das Secret ergießt. Er ist von sehr verschiedener Länge und Form, gerade oder gekrümmt, an der Spitze geöffnet oder mit einer Verlängerung oberhalb der Mündung, glatt oder mit nach vorn gerichteten Zähnen bewehrt. Sie machen es wohl unwahrscheinlich, daß er, wie Plate meint, mit dem Penis in die Vulva eindringt. Wahrscheinlich bildet er das wesentliche Reizorgan, während die Peniszähne ihrer Richtung nach mehr als Haftapparat wirken mögen. Der Pfeil besteht aus einer äußeren und einer inneren Cuticula, die, ähnlich wie manche Peniszähne (s. o.), einzelne Zellen einschließen, oft noch mit Ausläufern wie Knochenkörperchen. Zwischen der äußeren und inneren Cuticula bleibt eine Matrix, in der sich nur noch vereinzelte Epithelreste nachweisen lassen. Nur bei *Peronina* dringen auch Muskelfasern von der fleischigen Papille her bis in die Spitze vor.

Noch mag bemerkt werden, daß die Länge der Pfeildrüse ganz unabhängig ist von der des Penis, sie kann mehr als das Zwölffache ausmachen, wie denn überhaupt die auffälligen Verlängerungen der Drüse, des Penis, des Samenleiters und des Oviducts mit ihren Aufknäuelungen

in gar keiner Correlation zu stehen scheinen. Von Interesse ist der Fall von Hemmungsbildung, den Plate an einem *Oncidium palaense* beobachtete. Hier fehlte der Penis mit dem distalen Teil des Samenleiters, der in der Leibeshöhle liegt. Das Vas deferens verlief aber im Integument soweit als außen die Samenrinne, d. h. bis vorn, wo es blind endete. Man hat damit eine Bestimmung, wieweit der Penis als unabhängige Erwerbung zu rechnen ist.

Die Vaginuliden (XXVIII. 1—15).

Als Autoren kommen namentlich Semper, Simroth, Plate, Keller in Betracht.

Die Lage der Geschlechtsöffnungen s. o. Der weibliche Porus, in der Regel an den Eintritt des Enddarmes in den Mantel gebunden, entfernt sich nur bei manchen Südamerikanern um einen mäßigen Betrag von der betreffenden Stelle. Die wesentlichste Differenz gegenüber den Oncidiiden liegt wohl in der durchgeführten starken Trennung der Genitalwege, die bis über den Eintritt der Eiweißdrüse hinaus gegen den Zwittergang verlegt ist, sodann in der unpaaren Eiweißdrüse und in der sekundären Verbindung der Bursa mit dem Samenleiter. Alles übrige scheint erst in zweiter Linie aus diesen Faktoren sich zu ergeben, die Ausbildung der Prostata usw.

Die Zwitterdrüse liegt in der Hinterleber, meines Wissens stets unpigmentiert. Die einzelnen Acini sind gut getrennt und gleich groß — ein Muster einer acinösen Drüse. Der Zwittergang, von wechselnder Länge, Weite und Schlängelung, trägt unten eine kleine Befruchtungstasche (Vesicula seminalis autt.), verjüngt sich stark und spaltet sich alsbald, ohne weiter einen Spermoviduct zu bilden, in die beiden Wege. Der weibliche nimmt nach ganz kurzem Verlauf, wo er noch ebenso fein bleibt, die Eiweißdrüse auf, die, bei jüngeren Reifestadien aus vielen einzelnen flachen Lappen aufgebaut, nachher als kompaktes Organ die linke Seite der hinteren Leibeshöhlenhälfte ausfüllt, schwillt dann drüsig an, schlägt einen Kreis auf der Eiweißdrüse und knebelt sich dann zu einem typischen Spiralgang auf, der die linke Seite der vorderen Leibeshöhlenhälfte einnimmt und gewöhnlich als Uterus bezeichnet wird, als welcher er in der Tat bei *Vaginula zootoca* dient. Seine drüsigen Wände, in Wasser quellend, dienen als Schleim- oder Nidamentaldrüse. Bei der weiblichen Reife, die der männlichen folgt, schwillt zuerst der proximale Schenkel an, während der distale, der mehr in der Achse der Schraube liegt, erst zuletzt in Funktion tritt. Nachdem er die Knebelungsstelle verlassen hat, zieht er als gerader einfacher Oviduct zum weiblichen Porus. Kurz vorher nimmt er den Gang der Bursa auf, auf dessen weitere Verbindung wir gleich zurückkommen. Die Bursa ist meist kuglig mit einem verschieden langen Gange. Der Samenleiter trägt bald nach seiner Abzweigung eine derbe Prostata, als einen Sack von verschiedenem

Umriß, sitzend oder kurz gestielt, dickwandig, mit labyrinthischem Lumen, wie es scheint, mit außerordentlich zahlreichen feinen Drüsenschläuchen, die in den Hohlraum ihr Secret ergießen. Ehe er neben dem weiblichen Porus in das Integument eintritt, spaltet er sich und schickt den einen Zweig („Canalis receptaculo-deferentinus" Plate) zur Bursa, mit der er sich in ganz verschiedener Weise verbindet. Bald tritt er von oben her in ihren Fundus, gerade oder geschlängelt, bisweilen mit einer Erweiterung beim Eintritt, bald läuft er von unten her herauf, um in den zipfelig ausgezognen Fundus zu münden, bald biegt er in eine seitliche Aussackung des Ganges ein, die dickwandig und innen mit Wülsten ausgestattet ist, bald in den kuglig erweiterten Bursagang, bald endlich verbindet er sich mit dem untersten Ende eines gewöhnlichen zylindrischen Bursaganges. Nur bei der abessinischen Gruppe scheint der Verbindungsgang zu fehlen.

Nachdem das Vas deferens vorn die Cutis wieder verlassen hat, setzen die Copulationswerkzeuge mit einem ähnlichen Reichtum von Variationen ein. Der Penis scheint nur in einem Falle, bei *Vaginulopsis*, ohne Pfeildrüse zu sein. Sonst ist sie stets vorhanden, und zwar fast ausnahmslos unter Vervielfältigung der engen, zylindrischen Drüsenschläuche, die durch scharfe Konturen ausgezeichnet sind. Wo nur ein Schlauch da ist, erhielt er unregelmäßig dünne Wände, und es scheint Degeneration des Gewebes mit Verklebung vorzuliegen. Die Anzahl der Schläuche steigt bis auf 30 und mehr. Sie können von verschiedener Länge sein, durch einander oder in Gruppen gesondert, und knäueln sich verschiedentlich zusammen, über oder unter dem Pharynx; bisweilen sind sie gegabelt. Wenn aber Keller den Zusammenfluß ihrer Ausführwege zu einem einzigen angibt, der auf der fleischigen Pfeilpapille münden soll, so finde ich umgekehrt, daß wenigstens eine Anzahl Gänge zusammen bis zur Spitze ziehen, wo sie, stark verschmälert, unmittelbar nebeneinander münden. Ob Kellers Angabe, wonach die Zahl der Schläuche mit der Entwicklung zunimmt, über *V. Gayi* hinaus Geltung hat, muß wohl dahingestellt bleiben. Ich fand den Numerus ziemlich konstant, allerdings die Schläuche anfangs kurz. Die fleischige Pfeilpapille, die in ihre Scheide oder den Pfeilsack hineinragt, wechselt in mäßigen Grenzen, bald schlanker, bald gedrungen, bald die Spitze schwach fernrohrartig eingezogen. Bewaffnung mit Cuticularbildungen fehlt. Eine besondere Komplikation erhält der Drüsenapparat namentlich bei einer sudanesisch-abessinischen Gruppe, welche sich an die *V. pleuroprocta* von Martens von der Guineaküste anschließt, indem sich zwischen die Pfeilpapille und die Schläuche ein elliptischer Körper einschaltet, in dessen hintern Pol die Schläuche eng gedrängt einmünden. Die Spindel besteht aus derber Muskulatur, vorwiegend von Ringfasern. Eine ähnliche Form findet sich bei einer südamerikanischen Gruppe. Hier zeigt sich aber, daß der Körper selbst nur aus den distalen Enden der

nach dem Eintritt wieder erweiterten Schläuche besteht, die in einer mesenchymatösen Muskelbindegewebshülle stecken von mäßiger Dicke, unter teils geschlängeltem, teils spiraligem Verlaufe. Die Bedeutung dieser Pfeildrüsenspindel ist noch dunkel. Gelegentlich findet man das Secret im Pfeilsack in Gestalt einer geronnenen Masse, die aus lauter zusammengewirrten Strähnen besteht und oberflächlich etwa den Anblick einer Großhirnhemisphäre gewährt. Daß der Drüsenapparat in erster Linie den Wert eines Reizorganes hat, dürfte aus der Lage des relativ großen Penisganglions hervorgehen, das immer der Pfeildrüse anliegt, etwa an der Wurzel der Papille. Ihm gegenüber faßt gewöhnlich ein einfacher, auch wohl gespaltener Retractor an, der aber nur ein Zweig des Penisrectractors ist. Daraus dürfte folgen, daß Pfeilpapille und Penis zusammen hervorgestreckt werden, wiewohl ich aus dem rechten Winkel der Drüsenspalte nie mehr als die Glans hervortreten sah, außer bei der *V. pleuroprocta*, welche in ihrer Muskelspindel (s. o.) einen besonders ausgebildeten Ejaculationsapparat besitzt.

Das Vas deferens knäuelt sich stets, wenn auch nicht ganz so stark auf wie bei den Oncidiiden. Dann tritt es von hinten in den Penis, bzw. die Penisscheide ein. Die Größenverhältnisse schwanken beträchtlich, das Organ kann weit kleiner sein als der Pfeilsack oder ihn um ein Mehrfaches übertreffen, bald schlank, bald keulenförmig. Dementsprechend entspringt der Penisretractor ganz vorn oder weiter hinten, im äußersten Falle noch etwas hinter dem weiblichen Porus am Boden der Leibeshöhle. Dazu kommt vorn auf der Außenseite ein Protractor. Bisweilen, bei ganz kurzem Penis, verschmelzen Penis-, Pro- und Retractor mit dem rechten Fühlermuskel zu einer einheitlichen Masse. Charakteristisch ist, daß stets als eigentliches Begattungswerkzeug eine Glans vorhanden ist, die vom Samenleiter teilweise oder in ganzer Länge durchbohrt wird. Die hintere Partie dieses eigentlichen Penis kann mit der Scheide auf eine gewisse Distanz verbunden sein, so daß ein hinterer Penisschlauch von einem vorderen zu unterscheiden ist. Meist wird aber, namentlich bei der Keulenform der ganze Penis nach außen vorgestreckt. Bei manchen Arten schlängelt sich der Samenleiter in dichten Windungen innerhalb des Penis, der dann meist keulenförmig entwickelt ist, aber wohl zu größerer Länge schlank ausgestreckt werden kann. Die keulenförmige Rute gehört daher wohl eigentlich zu den zylindrischen. Je nachdem die Öffnung des Vas deferens apical oder lateral liegt, hatte ich *Acrocaulier* und *Pleurocaulier* unterschieden. Je weiter indes die Kenntnis vordringt, um so mehr gehen beide Gruppen ineinander über, indem sich die Öffnung vom Grunde bis zur Spitze verschiebt. Eine wohl umschriebene Abteilung bilden dagegen die neotropischen *Phyllocaulier*, deren gedrungener Penis vom Grunde her einseitig von einem Muskelblatt wie von einer Spatha umhüllt wird.

Die Gestalt des Penis wechselt ebenso wie die Größe. Der Wurmform von mehr als halber Körperlänge stehen ganz kurze gekniete und

geknickte Röhren gegenüber, andere sind pfriemen-, helm-, spatelförmig, dreikantig prismatisch, teleskopartig u. dergl. m. Dazu kommen allerlei Anschwellungen, eine unterhalb der Spitze herumlaufende Kante, verschiedengestaltige Erweiterung der Spitze u. s. f. Dazu tritt mancherlei Reliefbildung auf der Oberfläche, ein Besatz mit Zähnen an den Prismenkanten oder auf deren Flächen ganz oder teilweise ringsherumlaufende feine Cuticularrillen, deren scharfe Ränder nach hinten sehen, unregelmäßige Blätter und Dornen. Eigenartig ist bei der abessinischen Gruppe die Auflösung der Helmspitze in ein dichtes Büschel feinster, schlanker Keulen, die wohl Tastpapillen darstellen. Bei einigen Arten stehen sie rings um die subapicale Mündung. Chondroidelemente scheinen im Penis zu fehlen. Auch die vorspringenden Leisten und Gesimse sind nur von Muskulatur ausgefüllt, allerdings in der Anordnung, die bei den Oncidien, bei *Ancylus* usw. die Chondroidzellen einnehmen würden. Kleine Penes zeigen auf Schnitten eine so dichte, gleichmäßige Muskulatur, daß beträchtliche Schwellung bei Erection kaum angenommen werden kann, da auch der Lacunenraum um den Samenleiter ziemlich eng bleibt.

Die Schnecken sind eierlegend, zum mindesten aber ist eine Art von Kamerun vivipar.

Noch will es leider nicht gelingen, die große Menge der Variationen in ein natürliches System zu ordnen.

Die Rathouisiiden.

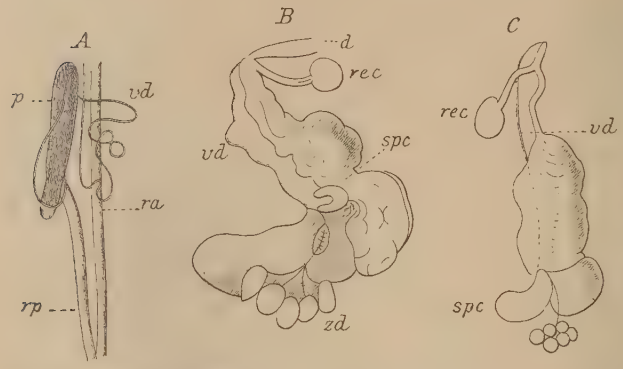
Die Untersuchungen von *Atopos* sind leider nicht bis zu voller Klarheit durchgeführt. Ich habe mich auf meine eigenen Angaben und die von Collinge (1342) zu beschränken, welche in wesentlichen Punkten differieren.

Die weibliche Öffnung liegt so nahe bei der männlichen, daß der Samenleiter nur auf eine ganz kurze Strecke im Integument verlaufen dürfte. Die Zwitterdrüse setzt sich aus getrennten Lappen zusammen, jeder natürlich mit vielen Acini. Weiterhin machten die Organe mehr den Eindruck von einem Stylommatophoren mit Spermoviduct, Oviduct und Vagina. Wenn sich auch bei einer Art der Samenleiter bereits hoch oben loslöste, so bildete doch der Uterus keinen Spiralgang. Die kuglige Bursa saß entweder an der weiblichen Öffnung oder weiter oben am Oviduct, ohne Verbindungsgang mit dem Vas deferens. Dieses schlängelte sich nach dem Durchtritt durch das Integument beträchtlich, ehe es in den Penis eintrat. Die Prostata, die als Sack ausgebildet erschien, erinnerte sehr an Vaginula.

Bei dem riesigen *Atopos maximus* zeichnet Collinge Ei- und Samenleiter nach Art eines Spermoviducts vereinigt, wobei er den weiten weiblichen Teil als Eiweißdrüse bezeichnet. Er sagt aber nicht, daß die Prostata sich nachher als Vas deferens ablöst. Dagegen läßt er dieses in einfachem, nicht geschlängeltem Verlaufe am Penis hinaufziehen, mit

dem es sich zugleich mit dem Retractor verbindet. Sehr charakteristisch ist die Verbindung des Penis mit der rechten Simrothschen oder Lippendrüse (Textfig. 166). Läßt man in der Zeichnung die linke weg, so erscheint die rechte ohne weiteres als die Pfeildrüse der Oncidiiden. Es versteht sich von selbst, daß die Drüsen hier noch in irgendwelcher Beziehung zur Beute stehen, nicht aber im Dienste der Fortpflanzung. Solche würden hier schon deshalb wegfallen, weil die Schnecken Raubtiere sind (s. u.).

Fig. 168.



Genitalorgane von *Atopos*. *A* u. *B* A. Semperi. *C* A. Leuckarti. *A* Penis. *B* und *C* die Zwitterorgane. *d* Enddarm. *p* Penis. *ra* Rechter Fühlerretractor. *rec* Bursa copulatrix. *rp* Penisretractor. *spc* Befruchtungstasche (Vesicula seminalis). *vd* Samenleiter. *zd* Zwitterdrüse. Nach Simroth.

Übersicht.

Es bleibt unklar, inwieweit die Vereinfachungen der Zwitterwege der Rathouisiiden ursprünglich sind oder auf Reduktion bei der Raublungenschnecke beruhen. Jedenfalls schließt sich die Gruppe am meisten an die Vaginuliden an, wenn man vom Verbindungsgang absieht. Die Oncidiiden stimmen in diesem Mangel mit *Atopos* überein, ihre Besonderheit liegt in der doppelten Eiweißdrüse und in der späten Trennung des einheitlichen Genitalschlauches oder Spiralganges in Ei- und Samenleiter. Charakteristisch für die Vaginuliden ist die Vervielfältigung der Pfeildrüse, die bei den Oncidiiden einfach bleibt, dafür aber häufig die Papille zu einem harten, durchbohrten Pfeil umwandelt. Der Penis der Oncidiiden zeigt in der Bewaffnung, der der Vaginuliden im Wechsel der Gestalt ein Übergewicht.

c) Die Stylommatophoren.

Bei ihnen ist weitere Gliederung selbstverständlich, so wenig sich Sicherheit erreichen läßt.

1. Die Janelliden und Verwandten.

Nehmen wir bei der Unsicherheit der Abgrenzung zu den echten Janelliden wenigstens noch *Hyalimax*, vielleicht auch *Succinea* hinzu, so haben wir bei letzterer den gewöhnlichen langen Spermoviduct, an dem

höchstens die Prostata bei der Ablösung des Samenleiters diesen noch als selbständige Drüse auf eine kurze Strecke begleitet. Je weiter die Nacktschneckenbildung vorschreitet, um so stärker scheint die Trennung der Geschlechtswege durchzugreifen, so unsicher auch die Angaben der Literatur lauten. Eine Befruchtungskammer als Doppelblindsäckchen (Vesicula seminalis) wies zuerst v. Ihering bei *Succinea* nach, aber auch deren Existenz ist nicht überall sicher. Jacobi nimmt bei der japanischen *Succinea horticola* das kleine Coecum, mit welchem der Spermoviduct beginnt, als Befruchtungstasche und die beiden Säckchen daneben als Vesiculae seminales. Die Arbeiten von Fischer, Macdonald, Keferstein, Bergh, Suter, Hutton, Hedley, Collinge, Plate, Pfeiffer, Glamann und mir haben zwar allmählich immer mehr geklärt, doch bleibt noch manches, namentlich in bezug auf Anhangsdrüsen, unsicher genug. Im einzelnen herrschen sicher viele Besonderheiten. Spermatophoren scheinen nicht gebildet zu werden.

Hyalimax (XXIX. 1—4).

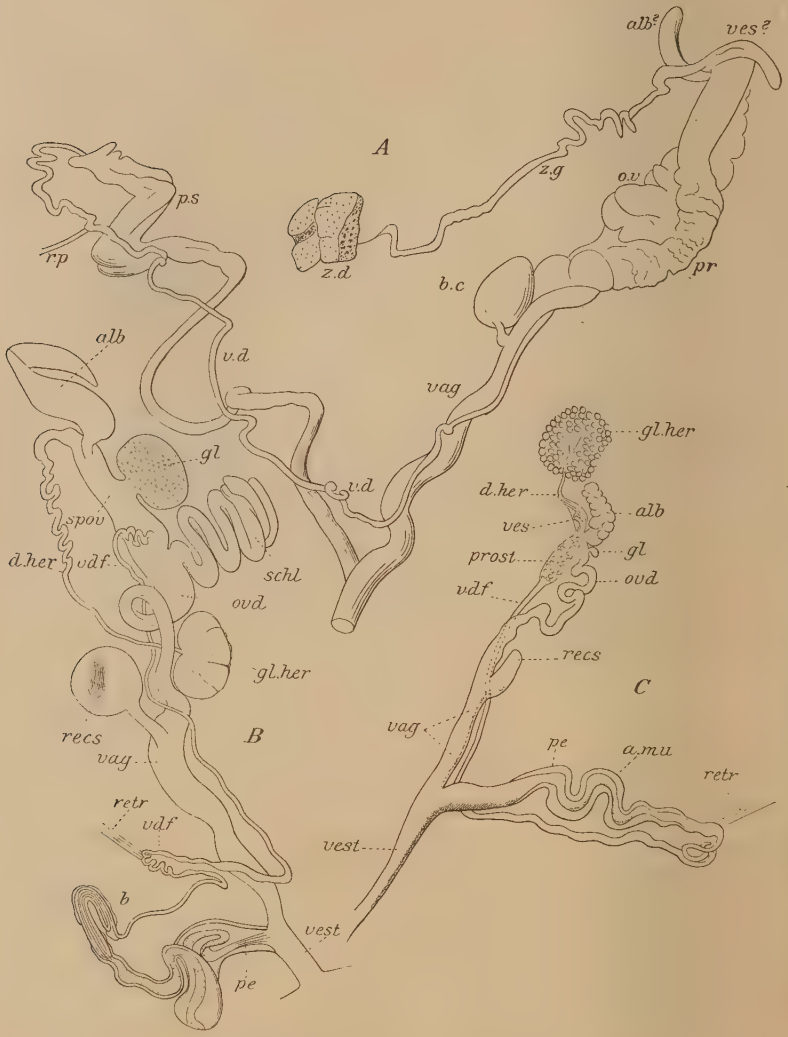
Bei *Neohyalimax* konnte ich eine Befruchtungstasche nachweisen, bei *Hyalimax* (s. o.) scheint der wenig gewundene, in verschiedenen Abschnitten stark geschwollene Zwittergang die Aufgabe zu übernehmen. Mit Eintritt der Eiweißdrüse trennen sich beide Wege. Der Oviduct bildet den üblichen Drüsenschlauch, doch so, daß der untere Abschnitt bei *Hyalimax* (s. o.) bereits durch geänderte Farbe (und Struktur) sich als Nidamentaldrüse dem oberen Teil als Schaldrüse gegenüberstellt. Der Bursagang sitzt bei *Hyalimax* unmittelbar am Atrium, bei *Neohyalimax* weit oben, so daß eine Vagina entsteht. Der männliche Gang setzt mit einer kurzen, abgerundeten Prostata ein, die in den Samenleiter übergeht; dieser erweitert sich bei *Neohyalimax* einfach zu einem kurzen Penis, bei *Neohyalimax* dagegen ist ein langer zylindrischer Penisschlauch abgesetzt, der noch ein kurzes Coecum trägt am proximalen Ende. Das Coecum ist schwach spiralig gedreht wie bei *Philomycus*. Der Penisschlauch von *Neohyalimax* ist mit kurzen konischen Reizpapillen ausgestattet, die Vagina mit Reihen rundlicher Höcker, wie Maiskörner am Kolben geordnet. Papillen und Höcker sind wohl zusammenpassende Haftorgane. Die beiden eng zusammengehörigen Formen haben doch, ihrer räumlichen Isolierung entsprechend, wesentlich verschiedene Copulationswerkzeuge entwickelt, auf gleich einfacher Basis.

Die Janelliden (XXIX. 5—9).

haben zunächst in der Lage der Zwitterdrüse eine Eigenheit, insofern als sie sich nicht hinter dem Magen in der Leber verbirgt, sondern die Stelle vor dem Intestinalsack einnimmt. Im übrigen findet sich innerhalb der einzelnen Genera die scheinbar prinzipielle Differenz zwischen einem typischen, langen Spermoviduct ohne gesonderte Drüsen und fast völliger

Trennung der Leitungswege mit sekundären Drüsenanhängen. Plate nimmt den ersten Modus als den primitiven. Zum mindesten ist er der

Fig. 169.



Geschlechtswerkzeuge von Janelliden. *A Aneitea. B Janella Schauinslandi. C Aneitella Berghi.* *alb* Eiweißdrüse. *a.mu* Äußere Muskelhülle. *b* Beginn der Penisscheide. *b.c* Bursa copulatrix. *d.her* Zwittergang. *gl* Drüse. *gl.her* Zwitterdrüse. *ov* und *ovd* Oviduct. *pe* Penis. *pr* Prostata. *p.s* Penisscheide. *recs* Bursa copulatrix. *retr* und *r.p* Penisretractor. *schl* Schleimdrüse. *spov* Spermoviduct. *vag* Vagina. *vd* und *vd.f* Vas deferens. *ves* Vesicula seminalis (Befruchtungstasche). *vest* Vestibulum oder Atrium genitale. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.
A nach Hedley. *B* und *C* nach Plate.

bei den Stylommatophoren verbreitete. Vielleicht läßt sich der Zusammenhang noch bei Formen erkennen, bei denen der Oviduct und das mit der Prostata besetzte Vas deferens im unteren Teil so fest zusammenhängen, daß ihre Natur als Röhren, nicht Rinnen, nur an Schnitten festgestellt werden kann.

Die Unterschiede beginnen bereits bei der Zwitterdrüse, insofern sie bald einheitlich ist, bald in mehrere Lappen zerfällt und der Zwittergang entsprechend entspringt. Im allgemeinen wird ihm eine Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche abgesprochen; wenigstens erklärte Plate die älteren Angaben als eine einfache, unbedeutende Anschwellung, und die minimale Blase, die er von *Aneitella Berghi* beschreibt, stammt von einem unreifen Tier. Der Zwittergang verengert sich in seinem unteren Teil, wo er sich beim Übergang in den Spermoviduct in Schlingen zusammenlegt, bei *Triboniophorus* außerordentlich. Leider liegt der Zusammenhang an dieser wichtigen Stelle nicht ganz klar.

Ein gewöhnlicher Spermoviduct kommt etwa der Hälfte der *Janella*-Arten zu, bei allen übrigen Formen sind die Wege getrennt. Höchstens kann bei *Janella* s. *Athoracophorus Schauinslandi* noch von einem kurzen Spermoviduct die Rede sein. Bei den einander ganz nahe stehenden *Aneitea* und *Triboniophorus* ist der Oviduct ähnlich einem Uterus, in der oberen Hälfte mit einer Drüsenkrause, unten mit glatteren Umrissen. Doch kommt auch hier eine obere Ausstülpung zustande. Bei den übrigen gesellen sich dazu weitere Differenzierungen nach unten, so daß wir bald eine, bald zwei accessorische Drüsen haben, auf deren hypothetische Deutung wir zurückkommen.

Die Eiweißdrüse ist gewöhnlich kompakt, bei einigen wird sie als perlschnurförmig beschrieben, mit getrennt in den Ausführgang einmündenden Läppchen.

Die obere accessorische Drüse wird von Plate bei *Janella Schauinslandi* als Knollendrüse, sonst ihrer Gestalt nach als flaschenförmige Drüse bezeichnet. Ich vermute, daß diese Organe, die nahe der Eiweißdrüse in den noch nicht getrennten Geschlechtsgang münden, ganz verschiedene Bedeutung haben. Die Knollendrüse besteht aus zahlreichen verästelten Tubuli, worin sie einer Prostata gleicht. Und da bei dieser Spezies von *Janella* das Vas deferens gar keine drüsigen Anhänge besitzt, so dürfte sie eine Prostata sein. Anders die flaschenförmige Drüse, die zwar an derselben Stelle sitzt, aber einen verschiedenen Bau hat. Die Oberfläche ist glatt, das Lumen eng mit vorspringenden Blättern und gewöhnlichem, nicht flimmerndem Epithel, das nur deshalb für secretorisch angesprochen wird, weil sich etwas Secret findet. Es liegt nahe, in diesem Organ eine Befruchtungstasche zu vermuten, zumal überall neben dieser flaschenförmigen Drüse auch eine Prostata vorhanden ist.

Die Knäueldrüse ist bei *J. Schauinslandi* ein spiralig gewundener Schlauch, der sich bei der weiblichen Reife mit der vergrößerten Knollen-

drüse oder Prostata — auch diese Zunahme ein Zeichen der Drüsennatur — zu einem Ballen zusammenlegt. Bei *J. marmorata* fand ich die accessorische Oviductdrüse etwas weiter unten als ein kompliziertes Gebilde, wo der Ausführgang eine mehrfach gewundene Krause trägt, vom Aussehen eines Uterus oder einer Schleimdrüse. Bei *Aneitella virgata* traf Glamann endlich eine solche accessorische Drüse ganz unten neben der Einmündung des Bursaganges.

Aber auch da, wo der Oviduct einfache Umrandung hat, scheint die Differenzierung der secretorischen Elemente weit vorgeschritten. Bei *Triboniophorus brisbanensis* fand Pfeiffer in dem kurzen, in Schlingen zusammengelegten obersten Abschnitt zwei verschiedene Drüsenarten und weiter unten eine dritte. Jene, die sich verschieden färben mit Tinktionsmitteln, sind die subepithelial in Gruppen gehäuften spindelförmigen und die zwischen die konzentrischen Muskelfasern eingestreuten fingerförmigen Drüsen, die beide das Wimperepithel durchbrechen. Unten sind es große beutelförmige Drüsenzellen. Kerne mit wenig Protoplasma, die zwischen ihnen liegen, dienen zum Ersatz. Der Oviduct hat innen Ring-, außen Längsmuskeln, dazu Längsfalten. Die Struktur des Oviducts geht allmählich in die der Vagina über, ohne daß die Stelle, wo die kurz- oder langgestielte Bursa, bald nahe am Penis, bald weiter oben ansitzt, eine deutliche Grenze bedingte. Auffallend ist die Verschiedenheit des Bursaepithels, soweit es untersucht wurde. Bei *Triboniophorus* fand Pfeiffer unter der Muskelhülle ein niedriges Epithel mit Stäbchencuticula, bei *Janella Schauinslandi* zwei verschiedene Sorten hoher Zylinderzellen, fadenförmige und breitere, mit den Kernen in verschiedener Höhe. Plate hält letztere für Drüsen-, erstere für deren Ersatzzellen. Man könnte an Stützzellen denken. Hängt diese Beschaffenheit mit dem Mangel einer ausgeprägten Befruchtungstasche (s. o.) zusammen, welcher etwa längeren Aufenthalt des Spermas in der Bursa bedingt und damit irgend eine Nährsubstanz verlangt?

Wo ein langer Spermoviduct vorhanden ist, hat die Samenrinne ihren üblichen Prostatabesatz, ebenso der gesonderte Samenleiter bei *Triboniophorus* und *Aneitea*, bald mehr kompakt zusammenhängend, bald mehr in getrennten Tubulis. Bei den Janellen und Aneitellen mit freiem Samenleiter beschränkt sich die Prostata auf den obersten Teil, entweder vermutlich als gesonderte Knollendrüse (s. o.) oder in unmittelbarem Besatz. Bei *Triboniophorus* wimpert das Epithel innerhalb der muskulösen Hülle nur in einer Längslinie.

Der Penis ist durchweg auch hier ein Schlauch ohne jede Spur einer Glans. Bei *Triboniophorus Graeffei* fand ich ihn über die Insertion des Samenleiters hinaus zu einem kurzen Blindsack verlängert, an dem der an der Rückenhaut entspringende Retractor anfaßt. Sonst bildet der Penisschlauch einfach die allmählich erweiterte Verlängerung des Samenleiters. Er knäuelt sich in drei auf- und absteigenden Schenkeln zu-

sammen, die entweder in einer straffen, gemeinsamen, dicht anliegenden Muskelhülle stecken oder wie bei *Janella* im unteren Teile eine weite Hülle haben, die einen Lymphraum einschließt. Sie wird enger im mittleren Abschnitt und fehlt im oberen. Im Inneren haben wir entweder auf Längsfalten eine einfache Cuticula oder Reihen von Cuticularzähnen, die nach unten an Größe zunehmen, in verschiedener Dichte und Länge. Sie werden gewöhnlich als Reizorgane aufgefaßt. Doch fand Bergh abgerissene Teilchen der Zähne in den Rauhigkeiten der Vagina, und entsprechend beschreibt Pfeiffer den Ersatz einer Zahnspitze. Sie haben wohl mehr als Haftorgane zu gelten. Im oberen Abschnitt des Penis von *Triboniophorus* sah ich noch krummstabförmige, etwas größere Gebilde, die wohl Reizapparate sind. Sie würden bei dem ausgestülpten Schlauch die Spitze zieren, während die Haftpapillen den basalen Teil bedecken.

Noch endlich ist der sehr wechselnden Insertion des Penis zu gedenken. Bei *Triboniophorus* sitzt er unmittelbar neben der Öffnung des Oviducts oder der Vagina am Genitalporus, bei *Janella* schiebt sich ein langes Atrium oder Vestibulum ein, die anderen bilden Mittelstufen.

Übersicht.

Wir finden einen auffallenden Reichtum von Differenzierung im einzelnen. Man kann wohl annehmen, daß die Janellen mit langem Spermoviduct die orthogenetische gerade Entwicklungsreihe darstellen, von der sich die Genitalien der übrigen abgezweigt haben, zunächst *Aneitea-Triboniophorus*, weiter *Aneitella* und die Janellen mit getrennten Geschlechtsgängen; man sollte sie wohl zu einem besonderen Genus zusammenfassen, auch wenn sich es nicht gerade um einfache Verzweigung handelt. *Hyalimax* schließt sich in ähnlicher Weise an. Wesentlich scheint jeglicher Mangel einer Pfeildrüse, sowie einer Glans und eines Epiphallus. Gesonderte Drüsen sind aus dem Oviduct hervorgegangen. Die Prostata zieht sich bei Abtrennung des Samenleiters zu einem kompakten Organe zusammen. Die Befruchtungstasche bildet sich heraus in Parallele zu der der Oncidien. *Succinea* behält den Typus eines einfachen beschalten Stylommatophors.

Charakteristisch ist wohl der durchgehende Mangel eines Epiphallus, Spermatophoren sind nicht beschrieben und scheinen nirgends gebildet zu werden.

Die Janelliden scheinen durchweg Eier zu legen.

2. Die Arioniden in weiterem Sinne.

Über die Gruppe in weiterem Sinne, d. h. mit *Oopelta*, *Philomycus*, *Anadenus* mitsamt den europäischen und amerikanischen Arioniden wäre eine lange Reihe von Arbeiten zu nennen, etwa von Bergh, Binney, Collinge, Crosse, Fischer, Godwin-Austen, Jourdain, Keferstein,

Lessona, Pilsbry, Pollonera, Scharff, Simroth, Vanatta u. a., außer den Angaben in faunistischen Handbüchern.

Die Geschlechtsöffnung verschiebt sich beträchtlich entlang der Genitalrinne, so daß sie bei *Arion* nahe dem Mantel liegt, bei *Ariunculus* weiter nach vorn, bei den meisten an den üblichen Stellen neben den rechten Tentakeln.

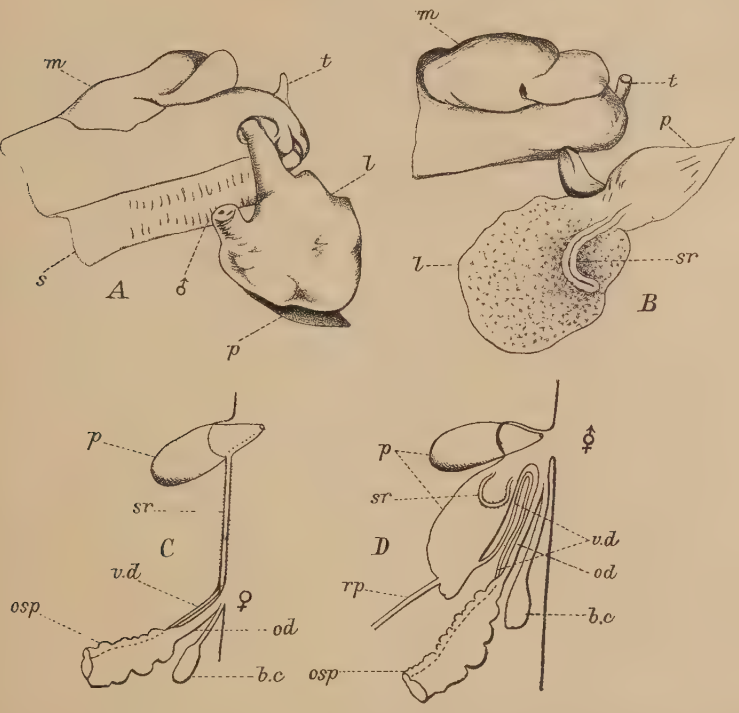
Die Zwitterorgane sind zunächst typisch, von der Gonade bis zum meist sehr langen Spermoviduct. Höchstens ist auffällig, daß, soweit näher beachtet, ein oberes Receptaculum oder eine Befruchtungstasche fehlt und vermutlich durch eine stärkere Schlinge des hier erweiterten Zwittergangs ersetzt wird; die getrennten Endwege aber liefern eine Menge von Abweichungen, die möglicherweise auf eine eigenartige Entstehung zurückgehen. Darüber gibt *Oopelta* vorläufigen Aufschluß. Das merkwürdigste ist, daß vielfach nicht der männliche Gang, sondern Teile der weiblichen Wege als Copulationsorgan dienen und ausgestülpt werden. Prüfen wir zunächst die Einzelheiten!

Oopelta (XXIX. 10. 11).

Die von Collinge und Pollonera untersuchten *Oopelta*-Arten haben ein glattes oder wulstiges Atrium genitale. Maßgebend scheint mir das Verhalten von *O. polypunctata* (Textfig. 170). Hier ist das Atrium zweihörnig, der eine Zipfel nimmt das Vas deferens und den Genital-(Penis-)Retractor auf, der andere trägt einen Blindsack mit stärkster Ringmuskulatur, der mit einem Conus, der Pfeilpapille, ins Atrium hineinragt. Dazu hat dessen Wand eine hohe Falte, auf der zwischen allerlei Runzeln eine Rinne von der Nähe der Samenleitermündung zur Basis der Pfeilpapille verläuft. Beim ausgestülpten Organ tritt das ganze Atrium heraus. Die Rinne verläuft dann auf der jedenfalls blutgeschwellten Falte. Die Deutung scheint klar: Der Blindsack ist der muskulöse Teil einer Pfeildrüse, die zugleich als Penis dient, während der excretorische Teil verloren gegangen ist. Die Rinne ist die wie bei den Oncidien nach Abschnürung des Samenleiters erhaltene, aber nicht mehr gebrauchte Samenrinne. Da sie ursprünglich außen verlief, so sind die Wände des Atriums nebst der Ligula nichts weiter, als ein Teil der äußeren Haut, nämlich das Stück zwischen den beiden Geschlechtsöffnungen, die durch dessen nachträgliche Einstülpung zusammengerückt sind. Bei der Copula wird der ganze Hautteil bis zu den Genitalöffnungen wieder ausgestülpt. — Andeutungen der merkwürdigen, bis jetzt auf die eine Spezies beschränkten Bildungen zeigen etwa die Abbildungen, die Collinge gibt, in verschiedenen Wülsten. Wenn die Deutung des ganzen Apparates auf Grund der Samenrinne kaum auf Schwierigkeiten stößt, so kann immerhin betont werden, daß die Deutung der Papille mit dem Muskelsack nicht ganz sicher ist. Es wäre noch denkbar, daß die Spindel mit der Papille einen ursprünglichen Epiphallus bedeutet; weniger wahrscheinlich hat, der Form wegen, die

Deutung als Penis. Vielleicht kann eine Untersuchung von Tieren, die in der Copula gefangen sind, Aufschluß geben, ob in der Spindel eine Spermatophore gebildet wird (s. Schluß des Kapitels).

Fig. 170.



Oopelta polypunctata. *A* und *B* Vorderende mit ausgestülpten Copulationsorganen. *C* Hypothetische Vorstufe. *D* Jetzige Stufe, schematisch. *b.c* Bursa copulatrix. *l* Ligula. *m* Mantel. *od* Oviduct. *osp* Spermoviduct. *p* Penis. *rp* Penisretractor. *s* Sohle. *sr* Samenrinne. *t* Rechter Ommatophor. Nach Simroth.

Echte Arioniden und Philomyciden (XXIX. 12. 13; XXX).

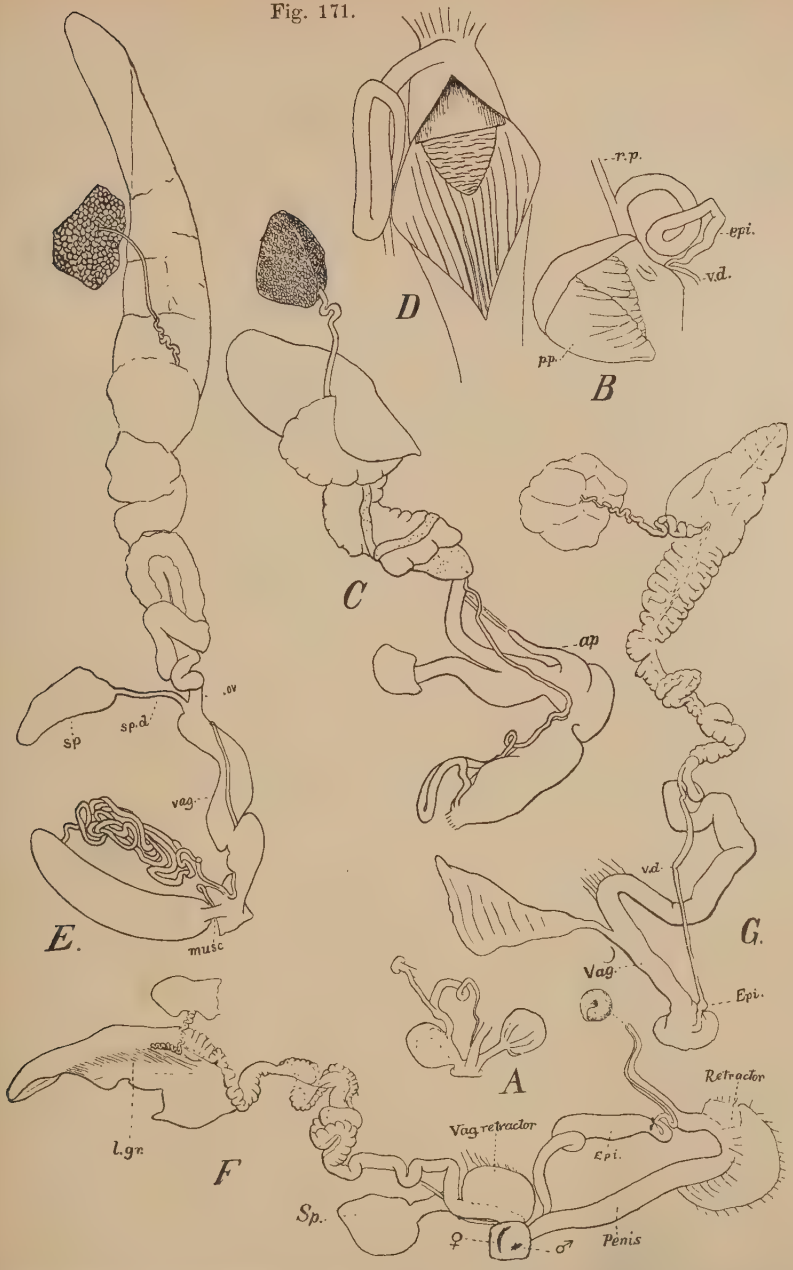
Bei allen übrigen Gattungen, *Arion*, *Ariunculus*, *Geomalacus*, *Anadenus*, *Hesperarion*, *Prophysaon*, *Ariolimax*, *Hemphillia*, *Philomycus*, verbindet sich der Samenleiter mit dem Fundus des Pfeildrüsenblindsacks und wird nun in der Literatur meist als Penis bezeichnet, doch mit Unrecht, denn niemals verbindet sich dieser Teil mit einem Retractor, und an der auf dem ausgestülpten Atrium oder der Ligula gelegenen männlichen Öffnung tritt nur eine kurze Pfeilpapille heraus. Da der distale Teil des Vas deferens als Epiphallus dient, also eine Spermatophore abscheidet, gilt wohl auch die muskulöse Spindel als Epiphallus, scheint aber vorwiegend nur die Spermatophore auszutreiben, nicht zu bilden. Bei *Prophysaon*

tritt sogar der Samenleiter oder Epiphallus als enges Rohr wieder aus der Muskelspindel heraus, um alsbald eine kleinere Endspindel zu durchbohren.

Das Atrium kann sich in sehr verschiedener Richtung ausdehnen, so daß die Ligula bald im gemeinsamen Raume bleibt, bald in den Oviduct übertritt, bald auch in eine Ausstülpung, welche die männliche Öffnung enthält. Letzteres ist der Fall bei *Hemphillia*, wo die gekerbte Ligula von Pilsbry und Vanatta als Penispapille bezeichnet wird. Bei *Ariolimax* wird dieser Raum zu einer schlanken Birne, die mit einem Blindzipfel über die männliche Öffnung hinausgreift, während bei anderen Arten der Epiphallus in das Ende des Zipfels eintritt. Bei *Arion* verschwindet entweder die Ligula ganz oder wird doch auf niedrige Wülste reduziert, oder sie tritt in den Oviduct über, mäßig bei *A. empiricorum*, viel weiter bei *A. hispanicus* und bei *Ariunculus*, ähnlich bei *Anadenus*. Bei letzterem wird sie zu einem komplizierten Reizorgan, indem sie Querreihen kalkigconchinöser Dornen abscheidet, die sich zu Querstäben verbinden, es entsteht eine grobe Striegel. Bei *Philomycus* ist unter den starken Wülsten des Atriums eine Ligula nicht mehr herauszufinden, eine derbe oben spiralig eingerollte Ausstülpung nimmt den Samenleiter auf und wird zum Penis; seine Wand ist mit Reihen prismatischer Papillen ausgestattet, deren cuticularer Überzug die Aufgabe von Reizorganen übernimmt. Bei *Aphallarion* mündet der Epiphallus unmittelbar am Genitalporus, während das Atrium sich nach dem Oviduct zu erweitert bis über den Ansatz des Bursaganges hinaus. Alle diese Aussackungen müssen bei der Copula am weitesten hervortreten und der Vereinigung dienen, so daß man hier von einem männlichen, dort von einem weiblichen Penis reden kann. Dazu entwickeln sich entsprechende Retractoren, bei *Hemphillia* einer, der am Epiphallus anfaßt und damit zugleich den endständigen Penissack regiert. Bei *Philomycus* faßt ein kurzer Retractor an der spiraligen Einrollung an, bei *Ariolimax* ein breiter Flächenmuskel in der Mitte der oben erwähnten birnförmigen Nische. Alle diese Muskeln sind Sondererwerbungen vom Mesenchym aus. Der eigentliche Genitalretractor kommt vom Diaphragma und gabelt sich. Der eine Zweig tritt zum Oviduct, der andere zum Bursagang. Bei *Arion*, *Ariunculus* und *Anadenus* ist der erste Zweig der wichtigste, da die Oviductnische als Penis dient. Bei *Geomalacus* aber wird der zum Bursagang der wichtigste. Der Gang wird durch ihn verlängert und übernimmt — eine neue Modifikation — die Rolle des Penis. Zu allen diesen Muskeln kommen noch Protractoren, wohl auch Retractoren, als kurze Bündel, welche verschiedene der Aussackungen, die weniger weit ausgestülpt werden mögen, an das benachbarte Integument heften.

Dem wechselvollen Verhalten des Atriums als einer eingestülpten langen Hautstrecke entspricht ein großer Wechsel in der Insertion des Bursagangs. Gewöhnlich mündet er mit dem Oviduct zusammen in den

Fig. 171.



Geschlechtsorgane nordamerikanischer Arioniden. *A Hemphillia glandulosa*, Endwege. *B* Penis derselben, geöffnet. *C Hesperarion niger*. *D* Penis desselben, geöffnet. *E Prophysaon foliolatum*. *F Ariolimax californicus*. *G Aphallarion Buttoni*. — *ap* Appendix von *Hesperarion*. *epi* Epiphallus. *l.gr* Eiweißdrüse. *musc* Muskel. *ov* Oviduct. *p.p* Penispapille (Reizköper). *r.p* Penisretractor. *sp* Bursa copulatrix. *sp.d* Bursagang. *vag* Vagina. *vd* Samenleiter. Nach Pilsbry und Vanatta.

Hauptraum des Atriums, so bei *Ariolimax*, *Prophysaon*, *Hemphillia*, *Hesperarion*, *Philomycus*; bei den Arionarten verschiebt er sich meist nach dem Epiphallus zu, mit dem zusammen er einer besonderen engeren Nische des Atriums ansitzt. Bei *Geomalacus* steigert sich dieses Verhältnis so weit, daß der Epiphallus scheinbar oben in den Bursagang, in Wahrheit beide zusammen in das obere Ende eines langen Recessus des Atriums münden.

Die Bursa ist meist rundlich, bisweilen zipfelförmig verlängert. Der Bursagang kann sich drüsig erweitern, z. B. bei *Philomycus*.

Von Besonderheiten des Atriums sind etwa noch zu nennen: ein Ring gelber, phiolenförmiger Drüsen am Eingang des Atriums bei *Arion*, das dadurch in ein oberes und ein unteres zerfällt — ein besonderer Blindsack unbekannter Funktion bei *Hesperarion*, die Scheidung in einen glatten dickwandig muskulösen und einen dünnwandigen, pigmentierten und gefalteten Teil bei *Ariunculus* u. dergl. m.

Das Vas deferens kann sich bei *Prophysaon* so stark verlängern und aufknäueln, wie bei den Soleoliferen.

Die Spermatophore ist, soweit bekannt, ziemlich wechselnd, doch mehr in der Länge, als in der Skulptur. Diese besteht höchstens in einer etwas schraubig gedrehten, gezähnten Längsleiste, mit schief gestellten Zähnen wie bei einer Säge. Bei *Prophysaon* ist sie, dem Vas deferens conform, lang fadenförmig, bei *Arion subfuscus* ziemlich lang, ähnlich bei *Anadenus*. Bei *Hesperarion* folgt auf einen cylindrischen Körper ein ebenso langer Endfaden. Bei *Arion empiricorum* ist sie spindelförmig, an einem Ende mit hellerem gerundeten Kopf, am anderen zugespitzt. Bei *A. hortensis* ist ihre Hülle blaß und weich, so daß man sie nur unmittelbar während oder nach der Copula findet. Viel widerstandsfähiger ist sie bei *Hesperarion*, wo ich nicht weniger als 13 Stück in einer Bursa fand. Für *Arion empericorum* gibt Künkel*) an, daß die Hülle wasserklar ist und nur gelblich erscheint über dem Sperma. Die Zähne der Längsleiste sollen zum Aufreißen und zur Befreiung der Spermien dienen, indem sie in der Wand von Bursa und Bursagang Widerstand finden, nicht aber zur Verhinderung des Ausstoßens nach der Übertragung, wie ich annahm. Denn die Spitzen der Zähne sind bei der Einführung vom Genitalporus gegen die Bursa gerichtet. Die Bildung der Spermatophore erfolgt nach Künkel schnell, nämlich erst vom Beginn des Vorspiels an (s. u.).

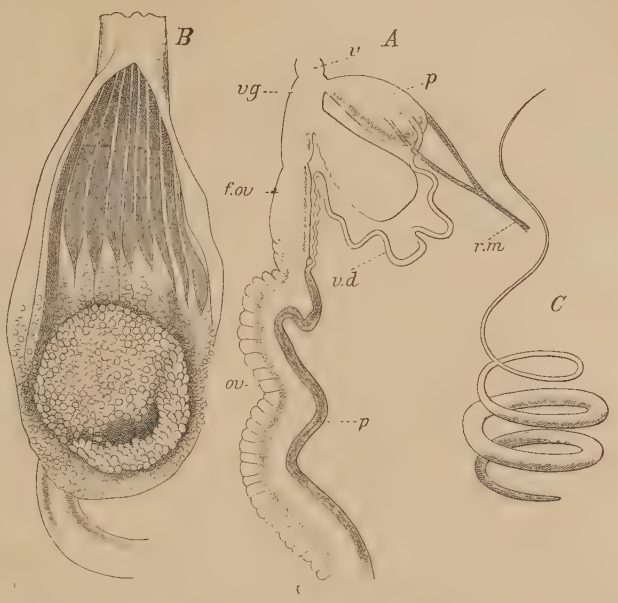
Anadeninus sechuenensis (*Coll.*).

Wie der chinesische *Anadenus* von Collinge beschrieben wird, nimmt er eine Sonderstellung ein und erheischt einen besonderen Gattungsnamen, daher ich ihn *Anadeninus* nenne. Denn bei ihm ist ein echter kurzer

*) K. Künkel, Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken. Verhandlungen d. Naturf. u. Ärzte. Karlsruhe 1911.

Penis entwickelt mit gespaltenem Retractor, innen mit Längsfalten und mit einer dicken, wulstigen, papillösen Glans. Der Bursagang zeigt noch feinere Längsfalten, weniger regelmäßig und unten durch Querleisten verbunden. Das Atrium kommt fast in Wegfall. Der untere Teil des Samenleiters muß als schlanker Epiphallus gelten. Die Spermatophore ist lang und läuft zum Unterschied von *Anadenus* in einen Faden aus.

Fig. 172.



Anadeninus sechuenensis. *A* Genitalenden. *B* Penis geöffnet. *C* Spermatophore. *f.ov* Oviduct. *ov* Uterus. *p* Penis. *rm* Penisretractor. *v* Atrium. *vd* Vas deferens. Nach Collinge.

Nach dem Äußeren würde hierher auch die zweite chinesische Art der Gruppe gehören, die Collinge beschreibt, *A. Dautzenbergi*; und das zusammenhängende Schälchen, das von dieser Spezies abgebildet wird, deutet allein schon auf Sonderstellung gegenüber *Anadenus* vom Himalaya.

Abnormitäten.

Collinge erwähnt einen *Arion hortensis*, dem der ganze männliche Teil der Geschlechtsorgane fehlt, wobei er freilich etwas eigenartig rechnet, nämlich: der Epiphallus, der Samenleiter, die Bursa mit dem Bursagang und die Prostatarinne. Ähnliches soll bei anderen Arten der Gattung vorkommen.

Übersicht über die Anatomie.

Mir scheint, die Arioniden bilden eine abgerundete Gruppe von guter Eigenart. Hervorgegangen aus einer Form mit getrennten Genitalporen und äußerer Flimmerrinne und mit Pfeildrüse am vorderen männlichen Porus, haben sich bei ihnen nach der Abschnürung des Samenleiters, aber noch mit Erhaltung der Samenrinne die beiden Poren dadurch ge-

nähert, daß die verbindende Haut sich eingestülpt hat zum Atrium. Die Pfeildrüse, die zunächst bei der Übertragung des Spermas als Penis wirkte, hat sich mit dem Vas deferens verbunden, hat ihre Drüsentätigkeit z. T. wieder aufgenommen und ist zum Epiphallus geworden, falls dieser nicht einen selbständigen Ursprung haben sollte (s. u). Nur bei *Anadenus* ist ein gewöhnlicher, kurzer Penis (oder Penisscheide) vorhanden. Das Atrium hat die verschiedensten Aussackungen gebildet, bald nach der männlichen Öffnung hin, bald nach der oder nach den weiblichen hin, d. h. dem Oviduct oder Bursagang zu. So entstehen die allerverschiedensten, durch neuerworbene Muskeln retrahierbaren Begattungswerkzeuge. Verschiedene Stellen des Atriums können durch Cuticularisierung zu Reizapparaten werden. Die Formen, bei denen eine Ligula als besonderer Hautlappen nicht mehr existiert, können nicht mit derselben Bestimmtheit, wenigstens nach ihren Copulationsorganen, in die Familie eingegliedert werden.

Begattung.

Über die Copula von *Arion empiricorum* verdanken wir Künkel eine eingehende Schilderung (l. c.):

„An ihr unterscheidet man zwei Phasen, erstens das Vorspiel und zweitens die geschlechtliche Vereinigung. Ersteres währt 15—20 Minuten, letztere 2—$2^1/_2$ Stunden. Zwischen Vorspiel und geschlechtlicher Vereinigung liegt eine Ruhepause von etwa 5 Minuten.

„Trifft ein geschlechtlich erregter *Arion emp.* mit einem Artgenossen zusammen, so streckt er seine Fühler möglichst weit aus, betastet seinen Kameraden und beleckt dann äußerst lebhaft dessen Schwanzdrüse.

„Ist der aufgefundene *Arion* geschlechtlich nicht erregt, so sucht er sich den Liebkosungen seines Kameraden zu entziehen, was ihm aber nicht sofort gelingt; denn das erregte Tier, an dessen Geschlechtsöffnung von Zeit zu Zeit ein weißer Fleck sichtbar wird, folgt ihm unter ständigem Belecken der Schwanzdrüse nach und läßt erst dann von seinem Liebeswerben ab, wenn sich das vorankriechende Tier selbst nach 10 bis 20 Minuten noch ablehnend verhält.

„Oft kommt es vor, daß das von dem brünstigen *Arion* umworbene Tier sich anfangs ablehnend verhält, dann aber selbst geschlechtlich erregt wird — was man daran erkennt, daß sich an der Geschlechtsöffnung ein weißer Fleck zeigt —, nach rechts umbiegt und seinen Partner an der rechten Mantelseite beleckt. Sektionsbefunde ergaben, daß das vorauskriechende, sich anfangs ablehnend verhaltende Tier stets eine sehr kleine, das andere aber eine vollentwickelte Eiweißdrüse besaß, also älter war als der Partner und wahrscheinlich schon einmal copuliert hatte.

„Sind die zusammentreffenden Schnecken beide geschlechtlich erregt, so kriechen sie sofort unter gegenseitigem Belecken der Schwanzdrüse im Kreise herum, nähern sich gegenseitig immer mehr und bleiben

schließlich, die rechten Seiten der Vorderkörper aneinander gepreßt, mit eingezogenen Fühlern ruhig liegen. Nach etwa 5 Minuten quellen die Atria beider Schnecken plötzlich und gleichzeitig hervor und pressen sich fest aufeinander. Dabei werden die beiden Copulanten etwas auseinander geschoben; denn die Atria werden von dem einströmenden Blute mächtig aufgetrieben.

„Trennt man jetzt die Schnecken gewaltsam, so gewahrt man im Grunde des Atriums einen kleinen stumpfen Kegel; es ist das untere Ende des etwas ausgestülpten Epiphallus, und daneben sieht man die Öffnung des ebenfalls etwas ausgestülpten Receptaculumhalses. Der Epiphalluskegel wird in den Receptaculumhals des Partners eingeschoben.

„Etwa 5 Minuten nach der Ausstülpung der Atria bewegen sich die Copulanten mehrmals kräftig gegeneinander, wobei die Atria noch etwas stärker hervortreten; dann aber bleiben die Schnecken wieder ruhig liegen; selbst an den ausgestülpten Teilen sind keine Bewegungen wahrzunehmen. Erst gegen Ende der Copula gewahrt man an den Atria pulsative Bewegungen, die anfangs nur mit der Lupe wahrzunehmen sind, bald aber so kräftig werden, daß sie auch mit unbewaffnetem Auge deutlich sichtbar sind. Dabei schwellen die Atria anfangs langsam, dann aber plötzlich ab, und schon 3—4 Minuten später sind sie wieder in den Körper eingezogen.

„Nach der Trennung der Atria ragt aus der Receptaculumöffnung jedes Partners ein Spermatophorenende hervor, das beim Zurückziehen der ausgestülpten Geschlechtsteile mit eingezogen wird. Unmittelbar darauf kriechen die beiden Copulanten davon, ohne sich weiter umeinander zu kümmern. Nur ein einziges Mal sah ich, wie der eine Partner den anderen auch nach der Copula noch kurze Zeit beleckte.

„Die Spermatophoren werden stets gegenseitig und gleichzeitig ausgetauscht. Eine einseitige Übertragung konnte ich nie konstatieren, und zwar auch dann nicht, wenn der eine Copulant dreimal größer war als der andere."

Die Arioniden scheinen durchweg Eier zu legen, niemals sind vivipare Formen beobachtet.

3. Limaciden und Verwandte. Halbnacktschnecken.

Mit den Limaciden treten wir in die Oxygnathen ein und damit in die Zonitiden. Aber es ist nicht leicht, hier bestimmte Grenzen zu ziehen. Wenn die früher zu ihrer Charakterisierung benutzte Schwanzdrüse versagt, da sie bei Arioniden vorkommt, bei Limaciden u. a. aber fehlt, so bildet der Kiefer und vielleicht die Radula Merkmale, die an Nacktschnecken reiche Familie der Zonitiden zusammenzuhalten. Als beschalte Grundform für die Limaciden kann man etwa die Vitrinen nehmen, dazu *Helicarion*, wie denn gerade für die indischen Helicarioniden Godwin-Austen den allmählichen Übergang vom beschalten *Helicarion* bis zur

Nacktschnecke *Girasia* beinahe lückenlos aufgedeckt hat. Als Halbnacktschnecken mag ferner die *Parmarion*-Gruppe gelten, innerhalb deren *Parmacella* gesondert dasteht. Die Urocycliden würden eine Reihe für sich bilden, ähnlich die Limaciden, bei denen wieder die weitere Gliederung auf Schwierigkeiten stößt. Wie weit die Formen nach beschalten übergreifen, nach Hyalinen und Zonitiden, ist nicht immer zu entscheiden. Das Gemeinsame besteht in positiven und negativen Merkmalen oder besser darin, daß sich in den einzelnen Gruppen Gegensätze von positiven und negativen Merkmalen wiederholen. Die positiven sind ein wohlausgebildeter langer Spermoviduct und eine Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche am Zwittergang, dazu eine Pfeildrüse, die negativen das vollständige Fehlen dieser Drüse. Man könnte sich nach dieser wunderlichen Eigentümlichkeit veranlaßt sehen, eine ganz neue Gruppierung zu versuchen, und alle Formen ohne Pfeildrüse solchen, die sie besitzen, gegenüberzustellen. Das würde zwei merkwürdige Reihen ergeben, deren jede beschalte, halbbeschalte und reine Nacktschnecken mit inneren Schalenresten umfaßte. Da indes eine derartige Betonung der Genitalien allen gewohnten Grundlagen der Systematik zuwiderlaufen würde, so wird es am besten sein, die hergebrachten und offenbar in gewisser Verwandtschaft stehenden Gruppen beizubehalten und in jeder von Formen ohne Pfeildrüse fortzuschreiten zu solchen, die sie haben. Von Einzelheiten im Bau gibt es einen großen Reichtum; er beruht in erster Linie auf der allerverschiedensten Umwandung und Verwendung der Pfeildrüse. Dazu kommen allerlei Einrichtungen zur Erzeugung einer komplizierten Spermatophore, die wieder bei anderen, welche den Samen frei übertragen, ganz wegfallen. Doch das beim Einzelnen!

α) Vitriniden (XXXI).

Die Gattung *Vitrina* mit ihren unsicheren Subgenera enthält größere Unterschiede, als irgend eine andere. Leider ist die Durcharbeitung nicht über meine Abhandlung von 1889 hinausgekommen. Denn die Angaben von Semper über paläarktische, die von Pollonera über oberitalienische Formen passen nur im allgemeinen den Umrissen nach in meine Schilderungen, ohne weiter einzudringen. Auch Wiegmanns Angaben stimmen mit meinen überein. Die Schwierigkeiten liegen nicht nur in der wechselnden Ausbildung der Pfeildrüse und ihrer Verbindung mit anderen Teilen, sondern ebenso in der Konfiguration des Penis, bei welchem das Vas deferens nicht immer der Regel nach am oberen Ende zugleich mit dem Retractor eintritt, sondern sich ebenso in der Mitte oder gegen das untere Ende inserieren kann. In den letzten Fällen bleibt ein oberer drüsiger Abschnitt, der aber seiner Struktur nach nicht als Epiphallus aufgefaßt werden kann, da, soweit bekannt, keine Spermatophore gebildet wird. Er muß als besondere Erwerbung angesehen werden und dürfte am besten noch mit dem überzähligen Penis von *Siphonaria* zusammen-

gestellt werden, der ebenso ohne Verbindung bleibt mit dem Samenleiter. Ein durchbohrte Glans scheint nicht vorzukommen, sofern nicht das Vas deferens durch die Pfeildrüse geht und deren Papille zur Glans wird. Der obere drüsige Teil der Rute mag als Penisblindsack bezeichnet werden. Dann erhalten wir etwa folgende Kombinationen:

a) Ohne Pfeildrüse und Penisblindsack; Penis, Oviduct und Bursagang sitzen einem kurzen Atrium an: *Vitrina pellucida* u. Verwandte.

b) Ohne Pfeildrüse, mit Penisblindsack: *V. diaphana.*

c) Mit gesonderter Pfeildrüse und Penisblindsack: *V. elongata* und Verwandte.

d) Ebenso wie c), doch tritt das Vas deferens am oberen Ende in den Blindsack ein: *V. brevis.*

e) Die Pfeildrüse als Muskelspindel verbindet sich mit der Vagina, d. h. mit dem unteren Teil des Oviducts, nachdem er bereits die Bursa aufgenommen hat: atlantische Arten.

f) Auch das Vas deferens tritt mit durch die Muskelspindel unter Verkümmerung des Penis: *V. Lamarcki* (Canaren) individuell.

Gemeinsam scheint allen der Mangel eines Flagellums. Dazu im einzelnen allerlei Modifikationen:

Die Pfeildrüse als selbständiges Organ besteht aus dem cylindrisch muskulösen Drüsenschlauch, der mit fleischiger Papille in eine untere Drüsenscheide hineinragt. Der Drüsencylinder zeigt im Querschnitt eine starke Ringmuskulatur um den engen Ausführgang. Außerhalb der Ringmuskulatur liegen die Drüsenzellen, deren Hälse die Muskulatur durchsetzen. Außen folgt eine muskulöse Hülle. Bei *V. Audebardi,* wo die Pfeildrüse an einem tiefen Rezessus des Atriums sitzt, gruppieren sich die Drüsenzellen zu einem dicken Polster. Bei *V. elongata* sitzt der fleischigen Papille ein Conchinrohr auf, wie bei den Oncidiiden. Bei den canarischen Formen tritt neben der Papille ein muskulöses Blatt auf, das ich als Klappe bezeichnet habe. Es erinnert an das Muskelblatt im Penis der phyllocaulen Vaginuliden. Die nähere Verbindung der Pfeildrüse mit dem Ei- und Samenleiter erfolgt so, daß diese einfach in das Blindende eintreten, und die Drüse sich als Muskelspindel zwischen Atrium und Eileiter einschaltet. Schließlich tritt auch, individuell, der Samenleiter durch die Spindel, und der Penis sitzt, als rudimentäres, funktionsfähiges Organ unterhalb am Atrium.

Der Penis von *V. pellucida*, der aller Drüsen und Reizorgane ermangelt, zeichnet sich durch eine äußere Muskelscheide aus, die bis zum Eintritt des Samenleiters heraufreicht. Eine seitliche Wulst mag als Glans dienen; dazu untere Reizpapillen, von ähnlicher Chondroidstruktur wie die Zähne der Oncidiiden.

Endlich kann man schon beim Zwittergang, der eine deutliche Befruchtungstasche trägt, wesentliche Differenzen erkennen in der recht

verschieden starken Schlängelung und Schwellung, bei offenbar gleich reifen Individuen verschiedener Arten.

Sempers philippinische Genera *Vitrinoidea* und *Vitrinopsis* entbehren der Pfeildrüse, haben aber oberhalb des Penisretractors einen deutlichen Epiphallus. Die vorderindische *Vitrina irradians*, für die Godwin-Austen die Gattung *Ratnadvipia* geschaffen, könnte man hier stehen lassen. Nach Collinge hat sie die Pfeildrüse typisch, — ein gut entwickelter Epiphallus, der unterhalb der Spitze in den Penis eintritt, dieser mit einer langen, durchbohrten Glans, mit denselben Papillen bedeckt, mit denen die Penisscheide ausgekleidet ist; wie so viele von den folgenden Formen, eine ins Tropische übersetzte *Vitrina*.

β) Die Urocycliden (XXXII).

Die Eigenart liegt zunächst in der Übertragung des Samens mittels Spermatophore. Der als Epiphallus wirksame Teil des Samenleiters entbehrt nur selten der Anhänge, meist beginnt er proximal mit einer Anhangsdrüse, dem Kalksack, und trägt einen zweiten Drüsenschlauch (Flagellum) weiter unten. Besonders vielseitig ist wieder die Pfeildrüse, die entweder — durch Mutation — völlig fehlt oder sehr verschiedene Leistungen übernimmt. Bei einigen bleibt sie die typische Drüse, die mit fleischiger Papille in die Drüsenscheide hineinragt. Meist verkümmert der Drüsenschlauch, so daß bloß die Scheide mit der Papille bleibt. Dann erhält sie Retractoren und wird als Copulationsorgan, das die Partner verbindet, ausgestülpt. Hier entsteht ein mannigfacher Wechsel, indem sich das untere Ende der Drüsenscheide in verschiedener Weise mit dem kurzen Penis verbindet. Der wieder kann ohne Glans sein oder eine undurchbohrte Glans von verschiedener Gestalt tragen. Eine verkürzte, retractorlose Pfeildrüse oder Pfeildrüsenscheide kann auf der Seite des Atriums oder des Penis liegen. Eine höchst auffallende Steigerung aber entsteht, wenn eine solche Pfeildrüsenscheide neben ihrem Blindende Oviduct und Bursagang aufnimmt. Dann trägt die undurchbohrte Papille einen soliden Pfeil, der sich verdoppeln, vervier-, ja vervielfachen kann —, eine Parallele zur Zunahme der Pfeildrüsenschläuche bei den Vaginuliden. Da sich noch mancherlei Besonderheiten in den weiblichen Leitungswegen herausbilden, als Schalendrüsen u. dergl., so entsteht eine außerordentliche Fülle. Wo bloß die Pfeildrüsenscheide vorhanden ist, pflegt sie innen Längswülste zu entwickeln, von denen namentlich einer hervortritt, der sich im Grunde des Blindsacks schließlich in Blätter zerlegt. Versuchen wir, die Gattungen zunächst übersichtlich zu gruppieren.*)

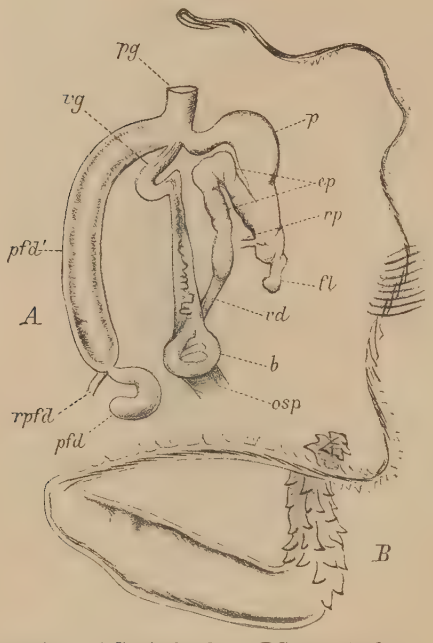
*) Während ich die afrikanischen Urocycliden in erster Linie nach den Genitalien eingeteilt habe, trennt Pollonera neuerdings von *Urocyclus* die Gattung *Kirkia* ab, weil ihre Radula in den Lateralzähnen sich an *Helix* anschließt (il Ruwenzori 1909).

a) ohne Pfeildrüse.	ohne Flagellum und Kalksack .	*Phaneroporus* Srth.
	mit Kalksack und Flagellum .	*Atoxon* Srth.
	mit 2 Flagellen	*Dendrolimax* Dohrn. / *Leptichnus* Srth.
b) Mit Pfeildrüse.	kurzer Drüsenschlauch am Penis	*Buettnerella* Srth.
	Schlauch und Scheide entwickelt	*Comorina* Srth. / *Urocyclus rufescens* Srth.
c) ohne Pfeildrüse. Mit Pfeildrüsenscheide.	kurzer Schlauch am Atrium .	*Bukobia* Srth.
	kurzer Schlauch mit dem Oviduct verbunden	*Microcyclus* Srth.
	langer Schlauch	*Urocyclus* Gray.
	zum Pfeilsack umgewandelt . .	*Trichotoxon* Srth.
	mit einem nackten Pfeil . . .	*Spirotoxon* Srth.
	mit 2 behaarten Pfeilen . . .	*Diplotoxon* Srth.
	mit vielen Pfeilpaaren . . .	*Polytoxon* Srth.
	ohne Pfeil	*Atrichotoxon* Srth.

Im einzelnen gibt es eine große Menge Eigentümlichkeiten und Kombinationen. *Phaneroporus* hätte mit der Gruppe nichts zu tun oder entspräche den einfachsten Limaciden, wenn nicht der offene Mantelporus und die Schwanzdrüse die afrikanische Gattung kennzeichneten. Nicht einmal die Umbildung des distalen Samenleiterendes zum Epiphallus und die Bildung der Spermatophore scheint gesichert. Diese Merkmale sind allen übrigen gemeinsam, nur mit wesentlichen Unterschieden in der Länge und in den sekundären Anhängen. In den meisten Fällen ist das proximale Ende des Epiphallus durch den kleinen Kalksack (Semper) oder die Kalkdrüse (Simroth) gekennzeichnet, dazu kommt weiterhin als Flagellum ein dünner Schlauch. Bei *Comorina* mit kurzem Epiphallus ist nur das Flagellum als kurzer Blindsack vorhanden, bei *Dendrolimax* und *Leptichnus* sind beide Anhänge cylindrische Schläuche. Bei denen mit Kalksack und Flagellum läßt sich wenigstens ihre Funktion klarlegen. Der Kalksack scheidet wetzsteinförmige Körper ab aus kohlensaurem Kalk, Otoconien gleichend. Sie werden zunächst in dem Hohlraum des Säckchens aufgespeichert und dann durch dessen engen Ausführgang, das Kalkfilter, entleert, um über den aufgeknäuelten Spermamassen einen Überzug zu bilden, der dann im Epiphallus die äußere Conchinhülle erhält. Das Flagellum liefert den Endfaden, bisweilen von solcher Länge, daß die Spermatophore der Länge des Tieres gleichkommt. Die Spermatophore schließt sich im Bau an die der Arioniden an, auf einen länglichen plumpen Kopf oder Schnabel folgt der cylindrische Körper, der in den localen Endfaden übergeht. Eine Crista mit Sägezähnen läuft in langgezogenen Spiraltouren bis zum Fadenende, den Kopf läßt sie entweder frei, oder sie reicht auch hier bis an das äußerste Ende, wo sie mit einem verdickten Kranz schließt. Bei *Comorina* ist der Kopf ringsum mit Dornen besetzt.

Eine Pfeildrüse, die mit ihrer Papille in eine lange Scheide mündet, hat *Comorina*, ähnlich noch *Urocyclus rufescens*. Sie stellt die ursprünglichste Form dar. Bei *Büttnerella* ist sie ein derber, kurzer, vorn zugespitzter Schlauch, der in einem äußeren Muskelsack steckt. Ihre Bedeutung ist unklar, wie überall. Das ändert sich bei der Gruppe c), wo bloß noch die Scheide vorhanden ist. Die kurze Scheide von *Bukobia* enthält Längswülste, von denen sich einer (bei *B. Hoesemanni*) zu einem fleischigen Reizkörper entwickeln kann. Bei *Urocyclus* und *Microcyclus* erhält die mehr weniger lange Scheide einen reicheren Retractorenbesatz und wird offenbar ausgestülpt, um die Vereinigung der Partner zu bewirken. Dabei kommen im einzelnen die wechselndsten Verhältnisse vor. Bei *Microcyclus* mündet der Oviduct in die Pfeildrüsenscheide, so daß deren untere Hälfte als Vagina erscheint, bei *Urocyclus* verbindet sich der Penis in verschiedener Höhe mit der Drüsenscheide, was den ausgestülpten Organen, bei denen die Drüsenscheide als Penis erscheinen würde, ein verschiedenes Aussehen geben muß.

Fig. 173.



Comorina. *A* Genitalenden. *B* Spermatophore, die mit einem Stück des Fadens im Gewebe festsitzt. *b* Bursa copulatrix. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum. *osp* Spermoviduct. *P* Penis. *pfd* Pfeildrüse. *pfd'* Pfeildrüsenscheide. *pg* Genitalöffnung. *rp* Penisretractor. *rpfd* Pfeildrüsenretractor. *vd* Samenleiter. *vg* Vagina. Nach Simroth.

Einige von den wechselnden Verhältnissen, in denen die verschiedenen Endorgane bei *Urocyclus* zusammentreten, um für die Ausstülpung und Copula immer neue Kombinationen als Artmerkmale zu bilden, zeigt Textfig. 174, die sich aber auf einige insulare Spezies beschränkt.

Die *Trichotoxon*-Gruppe endlich hat, wie *Microcyclus*, die Pfeildrüsenscheide mit dem Oviduct oder, strenger genommen, mit der Vagina verbunden, die allmählich immer weiter nach ihrem Fundus hinaufrückt. Wo sie am höchsten hinaufgerückt ist, zeigt die Wand am Eingange ein lockeres Schwellgewebe. Die Pfeildrüsenscheide wird dabei zum Pfeilsack. Ihre Wände werden stark muskulös, namentlich lösen sich derbe Längsmuskeln los, zum Vorstoßen der Pfeile. Bei *Spirotoxon* wird die Wand zu einem besonders dichten Muskelfilz, der den Pfeil eng um-

schließt. Unten bildet sich ein starker ringförmiger, muskulöser Wulst, zu festem Verschluß, bei *Polytoxon* wird er geradezu zu einer siebartig durchbrochenen Verschlußplatte, durch deren Löcher die einzelnen Pfeile hin-

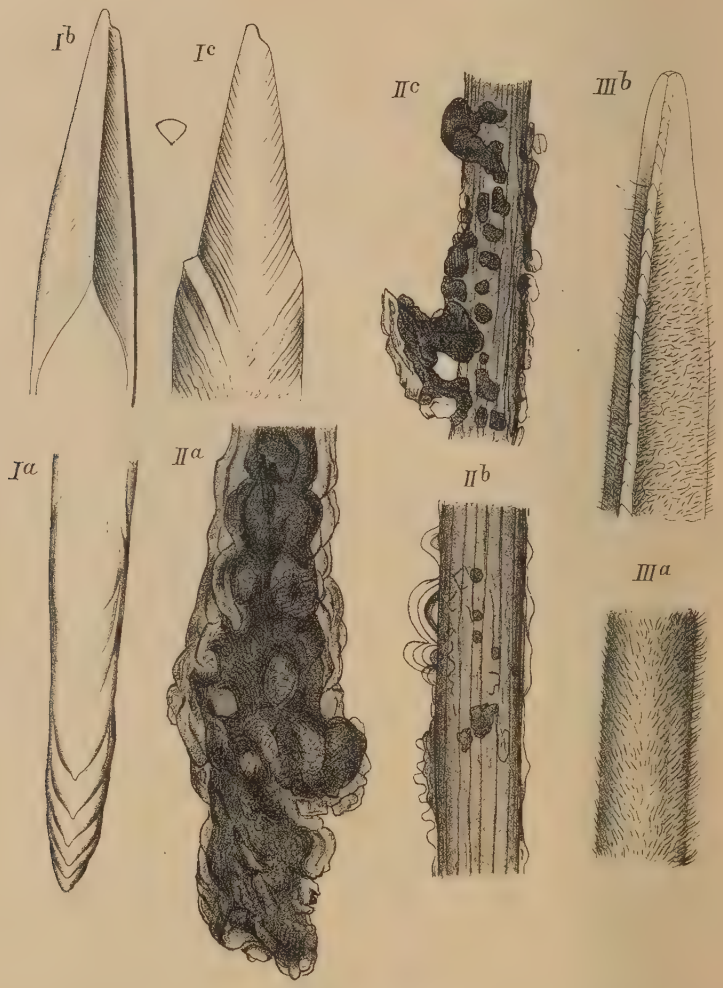
Fig. 174.

Urocyclus. Genitalenden verschiedener Arten. Links oben *U. comorensis.* Rechts oben *U. riparius.* Links unten *U. grillensis.* Rechts unten *U. marotzensis.* Punktiert Pfeildrüse. Kreuzweise schraffiert Bursa copulatrix. Senkrecht schraffiert Penis. Wagerecht schraffiert Nidamental- oder Oviductdrüse. Nach Simroth.

durchgleiten. Bei *Spirotoxon* wird die Platte zu einer langezogenen Kappe über der Pfeilspitze. So wenig, als die hohle Conchinspitze auf einer Pfeildrüsenpapille von *Vitrina* oder *Oncidium* von einer besonderen Drüse abgeschieden wird, so wenig sieht man bei den soliden *Trichotoxon*-Pfeilen irgend welche Drüsenanlagen. Die Pfeilwurzel steckt fest zwischen den Längsmuskeln. *Spirotoxon* hat einen rein weißen, spiralig gedrehten, dicken, allmählich zugespitzten Kalkpfeil. Die übrigen haben cylindrische, gerade oder schwach gekrümmte Pfeile, von denen je zwei zu einem Paar vereinigt sind, insofern als ihre Wurzeln und die sie einhüllenden Längsmuskeln sich entsprechend gruppieren. Manchmal ist die Basis glatt abgeschnitten, meist sind ihr indes konzentrische oder unregelmäßige Kalkwülste aufgelagert, von unten her und dann rings am Schaft, bisweilen trägt die Oberfläche weiterhin rundliche Auflagerungen von Calcosphäriten, nachträgliche Bildungen. Der Pfeil besteht aus Kalk ohne Zelleinlagerung, nur der innere Teil, etwa ein Drittel der Dicke, ist, besonders deutlich bei *Spirotoxon,* aus organischer Substanz zusammengesetzt, so daß sich die Struktur dieser Gebilde in nichts von den Liebespfeilen der Heliciden unterscheidet (s. u.). Wo der Pfeilschaft von *Trichotoxon* aus dem festen Muskelpolster hervortritt, erhält er einen Überzug von Conchin mit dichten Conchinborsten, deren freie Enden nach der Spitze zu gerichtet sind.

Ihre Entstehung, ob von einem epithelialen Überzuge des Schaftes oder von dem Epithel des muskulösen Pfeilsackes aus, bleibt noch unklar. Die Spitze ist wieder ohne Überzug, eine schlanke, dreiseitige Pyramide.

Fig. 175.

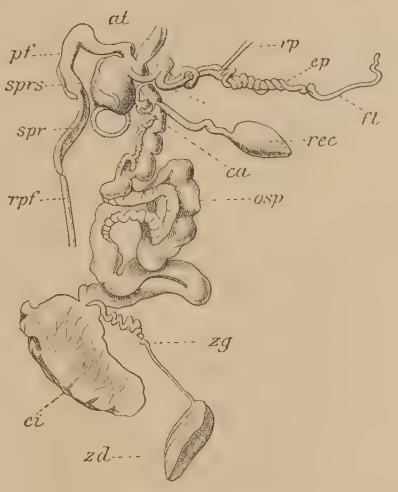


Trichotoxon. Stücke von Liebespfeilen dreier verschiedener Arten. I^a Basalende, I^b und I^c Spitze von verschiedenen Seiten. II^a Basalende, II^b und II^c Schaftstücke mit unregelmäßig aufgelegten Calcosphäriten. III^a Schaftstück, III^b Spitze mit typisch borstigem Conchinüberzug. Nach Simroth.

Die Kanten sind verschieden, die eine stumpf, die andere scharf, indem die Seitenflächen fein parallel in schräger Richtung geritzt sind und die Riefen der benachbarten Flächen auf der Kante unter spitzen Winkeln

zusammenstoßen, ein besonders wirksames Reizorgan im Zusammenhang mit dem Bürstenbesatz und der Vervielfältigung der Pfeile, die bei einem Exemplar, hintereinandergelegt, die Länge von 42 cm hatten. Auffallend ist *Atrichotoxon* durch den Besitz des Pfeilsacks von *Trichotoxon*, doch ohne jede Spur von Pfeilen darin. An Verlust durch Abstoßen ist nicht zu denken, denn diese Liebespfeile werden nicht gewechselt. Selbst ihre Stümpfe bleiben, wenn bei einer Copula die Spitze abbrach, erhalten, der Bürstenüberzug schließt sich über der Bruchfläche und schafft eine neue, wirksame Spitze.

Fig. 176.



Urocyclus Ehlersi. Genitalien eines abnormen Stückes mit Stenose im Atrium genitale. Die herabgleitenden Spermatophoren haben das obere Ende des Atriums zu einem Spermatophorensack erweitert, aus welchem durch eine verletzte Wandstelle eine Spermatophore heraussieht. *at* Atrium genitale. *ca* Kalkdrüse. *ei* Eiweißdrüse. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum. *osp* Spermoviduct. *pf* Pfeildrüse. *rec* Bursa. *rp* Penisretractor. *rpf* Pfeildrüsenretractor. *spr* Spermatophore. *sprs* Spermatophorensack. *zd* Gonade. *zg* Zwittergang. Nach Simroth.

Der Penis zeigt fast alle denkbaren Modifikationen, entweder als einfache schlauchförmige Erweiterung des Epiphallus, mit veränderten Skulpturen, meist inneren Längswülsten, der mit Glans, und zwar durchbohrter wie undurchbohrter. Die durchbohrte Glans oder der eigentliche Penis ist bald ein zugespitzter Cylinder oder eine Kugel, bald eine derbe Keule, bald verschiebt sie die Öffnung gegen die Basis hin und geht in die undurchbohrte über, mit wechselndem Relief. Natürlich kann nur bei der Existenz einer durchbohrten Glans von einer Penisscheide gesprochen werden. Diese ist bei *Trichotoxon robustum* mit Papillen, aus denen gestielte spatelförmige Kalkkörperchen herausragen, dicht besetzt, ein eigenartiges, sekundäres Reizorgan neben den Pfeilen, zusammen wohl das Maximum von Rauhigkeiten und Kalk an den Copulationswerkzeugen schlechthin. Weitere Kombinationen entstehen durch die wechselnde Länge des Penis, dessen Glans bald ziemlich weit oben liegt, bald in das Atrium oder die Pfeildrüsenscheide hineinragt.

Die Bursa copulatrix ist rund oder oval oder lang, der Gang von ganz verschiedener Länge, aber stets ohne Divertikel.

Endlich bringt eine lokalisierte, drüsige Anschwellung des Oviducts oder der Vagina, wohl eine Schalendrüse, noch ein neues Moment, von dem inneren Relief dieser Organe, meist in Längswülsten bestehend, ganz abgesehen.

Der Penisretractor kommt wohl durchweg vom Diaphragma, die sekundären Retractoren der Pfeildrüsenscheide vom Boden der Leibeshöhle. Penis und Penisretractor kreuzen sich mit dem rechten Ommatophoren.

Abnormität.

Eine wunderliche Abnormität bot ein *Urocyclus Ehlersi*, der nicht zur Copula gelangen konnte, wegen einer Stenose des Atriumabschnitts, in den der Penis mündet. Gleichwohl waren verschiedene Spermatophoren gebildet und durch den Penis in den abgeschlossenen Raum oberhalb des Atriums, der zu einer Art von Spermatophorensack erweitert war, herabgeglitten. Das Atrium selbst war lang und schlank geblieben, wie bei der unreifen Form (Textfig. 176).

Die Urocycliden scheinen durchweg Eier zu legen.

Mariaella-Tennentia.

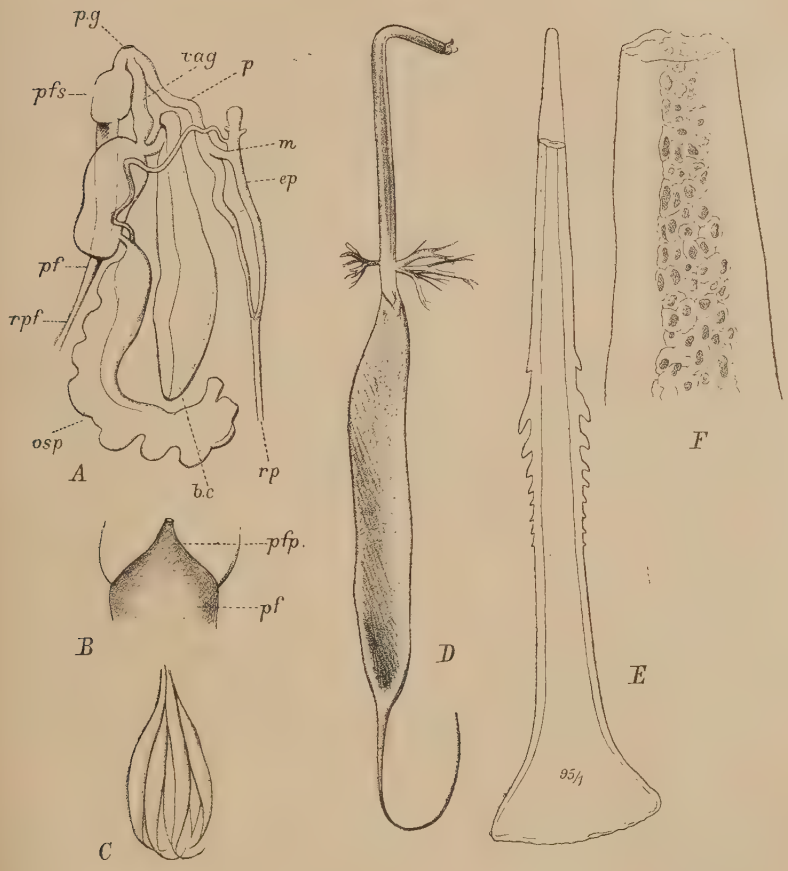
An die afrikanischen Urocycliden lassen sich wohl die indischen anreihen, die namentlich Godwin-Austen beschrieben hat, wenn auch nicht immer ganz durchsichtig. Es scheint gleichgültig, ob man *Girasia* zu den Urocycliden oder zu den Helicarioniden rechnet (s. u.). Semper gab die Abbildung der Genitalien von der philippinischen *Tennentia*; man hat die Gattung in mehrere zerlegt. Webb beschrieb die *Mariaella* von Ceylon, die ich nachuntersuchen konnte. Das ergibt einige Korrekturen.

Der Typus ist etwa der von *Comorina*; eine schmächtige Pfeildrüse mit Retractor mündet mit kurzer fleischiger Papille in die kurze Pfeildrüsenscheide. Der Oviduct bildet eine mächtige Schalendrüse und mündet gegenüber vom Bursagang in die Vagina. Die große Bursa enthielt auffälligerweise ein halbes Dutzend intakter Spermatophoren, die doch sonst, nacheinander übertragen, in verschiedenen Stufen der Auflösung begriffen zu sein pflegen je nach dem Grade, in welchem ihre Hüllen von der Bursawand resorbiert sind. Dieser Befund scheint mehrfache Angaben von phantastischer Ausstattung der Spermatophoren mit überlangen Dornen Veranlassung gegeben zu haben, weil die Entwirrung des Haufens nicht leicht gelingt. Epiphallus und Penis geben den Schlüssel. Der Epiphallus, mit seinem proximalen Ende durch einen kurzen Muskel an den Penis geheftet, beginnt mit einem kurzen Coecum, das zwei symmetrische Aussackungen trägt. Nachher verjüngt er sich, ohne weitere Anhänge zu tragen. Die Spermatophore hat einen cylindrischen oder spindelförmigen Samenbehälter, der einerseits in einen Faden, andererseits in einen feinen Endkanal übergeht, an dessen Beginn sich zwei Büschel von Dornen gegenüberstehen. Der Faden entspricht nicht dem Endfaden, sondern dem Kopf oder Schnabel, der Endkanal ist in Wahrheit der Endfaden, der im Cöcum gebildet wird, während die Dornenbüschel aus dessen Aussackungen stammen. Die Form schließt

sich am nächsten an *Comorina* an, doch unter spezifischer Ausprägung des Epiphallus.

Die philippinische *Tennentia* läßt sich leider nach Sempers Abbil-

Fig. 177.



Geschlechtswerkzeuge von *Mariaella-Tennentia*. *A—D Mariaella* von Ceylon. *E, F Tennentia philippinensis*. *A* Endwege. *B* Übergang der Pfeildrüse in ihre Scheide. *C* Bündel von Spermatophoren aus der Bursa. *D* Einzelne Spermatophore. *E* Liebespfeil. *F* Spitze des Liebespfeils, entkalkt, mit Chondroidgewebe in der Achse. *b.c* Bursa copulatrix. *ep* Epiphallus. *m* Muskelband zwischen Penis und Epiphallus. *osp* Spermoviduct. *p* Penis. *pf* Pfeildrüse. *pfp* Pfeilpapille. *pfs* Pfeildrüsenscheide. *pg* Geschlechtsöffnung. *rp* Penisretractor. *rpf* Pfeildrüsenretractor. *vag* Vagina. *A—D* Original. *E* und *F* nach Semper.

dung nicht genügend klären. Es bleibt fraglich, ob ein Epiphallus, ebenso ob eine Pfeildrüse vorhanden ist. Denn aus dem langen Pfeildrüsenschlauch wird wohl ein merkwürdiger Liebespfeil beschrieben, mit seit-

lichen Zacken und Widerhaken, aber ohne Entscheidung, ob er hohl ist. Nach der Entkalkung zeigt er außen eine homogene organische Grundlage, die Achse besteht aus Chondroidzellen. Die Bursa ist sitzend.

γ) Limaciden s. s. (XXXIII. 5—14; XXXIV. 1—7).
Ohne Spermatophorenbildung. *Anepiphalloidea.*

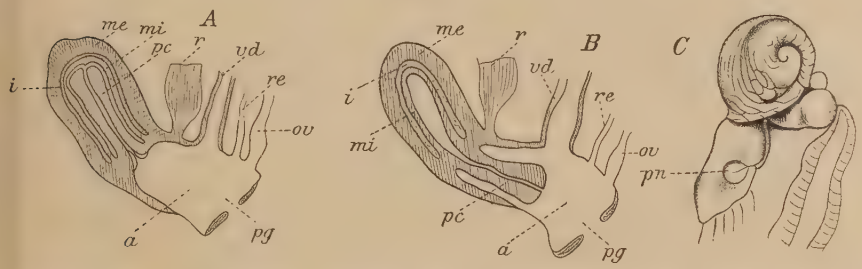
Auch hier ist es unmöglich, bestimmte Grenzen zu ziehen. Wenn man als eigentliche Limaciden etwa die Gattungen *Limax, Lehmannia, Agriolimax, Limacopsis* und die kaukasisch-vorderasiatischen Verwandten *Lytopelte, Paralimax, Metalimax, Monochroma, Mesolimax, Toxolimax* und *Gigantomilax* gelten läßt, dann hat man durchweg Formen ohne Epiphallus, die also keine Spermatophore bilden, ebenso ohne weitere Anhänge, die sich nicht als ein Flagellum des Penis deuten lassen, also mit einfachem Grundplan, oft einander so nahe stehend, daß nur das sekundäre Verhalten des Penis zum rechten Ommatophoren, ob mit, ob ohne Kreuzung, den Gattungsunterschied abgibt. Freilich ist die Ausstattung des Penis mit Reizorganen und Anhängen, trotzdem eine solide oder durchbohrte Glans durchweg fehlt, einem solchen Wechsel unterworfen, daß sich vermutlich darunter als Wurzeln verschiedene alte Reste verbergen neben Neuerwerbungen. Das tritt deutlicher hervor, sobald Formen, wie *Amalia* und *Boettgerilla* dazu genommen werden, d. h. mit Epiphallus und Spermatophore, denen sich am bequemsten *Parmacella* anschließt, wie sich denn auch vermutlich bei kaukasischen *Limax* der Rest eines Epiphallus erhalten hat, worauf wir sogleich zurückkommen.

Die Zwitterdrüse ist kompakt, höchstens in zwei oder drei Lappen zerlegt, sehr häufig mit stark pigmentiertem Mesenterialüberzug, der erst bei der Schwellung der Drüse durch Dehnung abblaßt. Die männliche Reife geht auch hier der weiblichen voran, so daß Babors Schluß, wonach eine cyclische Entwicklung mit weiblicher Reife einsetzen sollte, sich nicht bestätigt.

Limax stellt sich in seinen europäischen Formen wohl am einfachsten. Der Spermoviduct ist lang und einheitlich, doch findet die Trennung in einen männlichen und weiblichen Gang gerade bei der größten Art verhältnismäßig früh statt. Eine kurzgestielte Bursa verbindet sich mit dem Oviduct zur Bildung einer kurzen Vagina, deren rotes Drüsensecret sich nach der Copula in der Bursa wiederfindet. Die Vagina trifft mit dem schlauchförmigen Penis am Genitalporus zusammen, ohne ein wesentliches Atrium übrig zu lassen. Der Penisschlauch, d. h. die Penisscheide trägt im Innern eine Längsfalte von verschiedener Höhe und Ausdehnung. Eine Besonderheit liefert seine Ausdehnung über die Insertion des Samenleiters und Penisretractors hinaus als Coecum, in das sich der Längskamm ohne Unterbrechung fortsetzt, am längsten bei *L. graecus.* Außerordentlich ist der Wechsel in der Länge des Penis bei der formenreichen Gruppe des *L. maximus*, von $^1/_4$ bis zum Dreifachen der Körperlänge, also im Ver-

hältnis von 1:12. Solcher Maximalentwicklung steht die Gruppe der armenischen Arten gegenüber mit ganz kurzem Penis, der im einfachsten Fall weiter nichts ist, als eine unbedeutende Nische eines kurzen Atriums. Daran schließen sich etwas längere Ruten an mit allerlei komplizierten Falten auf der inneren Wand, und z. T. mit einem minimalen knopfförmigen Flagellum. Die kaukasischen Arten wieder lassen den Samenleiter am Eintritt in den Penis kugelförmig anschwellen, vermutlich als Rest eines Epiphallus. Hier liegen wohl die Wurzeln der Gruppe, welche zu beweisen scheinen, daß die einfache Form der maximalen Steigerung der europäischen Formen mit einer Reduktion alter Erbstücke verquickt ist. Die Ausstattung des Innern läuft im wesentlichen auf grobe Falten und Wülste hinaus, kummetartig z. B. bei unserem *L. tenellus*, und der eine Schenkel unten verbreitert und drüsig.

Fig. 178.



Genitalenden von *Limacopsis coerulans* (*A* und *B*) sind *Gigantomilax Lederi*. *A* Penis mit eingestülpter, *B* derselbe mit ausgestülpter Glans. *C* Vorderende der Schnecke von rechts und halb von unten, mit ausgestülptem Copulationsorgan. *a* Atrium genitale. *i* Lockere mittlere Gewebsschicht, *me* feste äußere, *mi* feste innere Muskelschicht des Penis. *ov* Oviduct. *pc* Glans. *pg* Geschlechtsöffnung. *pm* Pneumostom. *r* Retractor. *re* Bursagang. *vd* Samenleiter.
A und *B* nach Koštal. *C* nach Simroth.

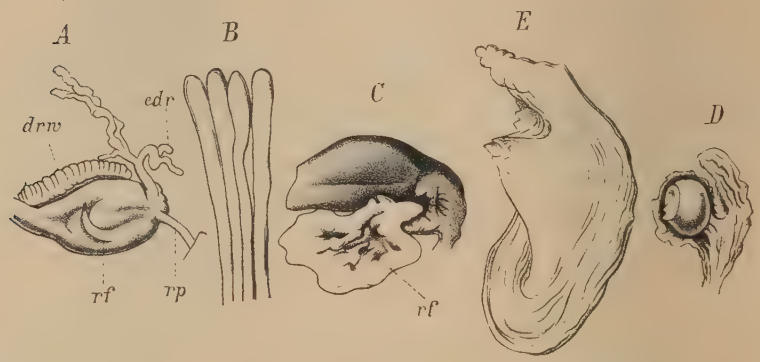
Limacopsis zeigt, daß der Penis als gesonderte Einstülpung entstanden ist, die sich nachträglich mit dem Samenleiter verbunden hat. Denn dieser ist — in maximaler Verkürzung — nicht länger als der kurze Oviduct, den er an Weite übertrifft, zugleich, gegen die Regel, mit weitem Lumen und inneren Längsfalten. Er mündet ins Atrium an der Basis eines sehr muskulösen, drüsenlosen Blindsacks, der an seiner Öffnung ins Atrium mit einer hohlen Ringfalte versehen ist, die sich während der Ruhe in das Lumen des Blindsacks zurücklegt, um bei der Erektion als eine Art Glans ausgestülpt zu werden. Der Blindsack, vermutlich eine Pfeildrüsenscheide, dürfte dem Penis von *Limax* entsprechen. Bei *Gigantomilax* ist er kurz und spiralig gedreht, mit ähnlicher Riefung seiner Innenwand.

Bei *Lehmannia*, die wahrscheinlich wieder verschiedene Wurzeln enthält, ist der Penisschlauch entweder einfach, oben mit Wülsten, unten mit

Zotten ausgestattet (*L. flavus*-Gruppe), oder er trägt (*L. arborum*) ein deutliches Flagellum (Pfeildrüse?), dazu im Fundus einen vorspringenden Lappen als Reizorgan.

Das führt zu *Agriolimax* über, bei dem das Flagellum bald fehlt, bald zu einer reich verzweigten, lockeren Penisdrüse geworden ist, mit allen Zwischenstufen. Dazu kommen im Innern allerlei Längswülste, die, wohl dem Zipfel von *Lehmannia* entsprechend, sich in verschiedener Weise herausbilden können, bald zu flachen, in der Ruhe zusammengefalteten, fleischigen Reizplatten mit mannigfacher Riefung, bald zu einem konisch zugespitzten Reizkörper von verschiedener Länge. Die große Reizplatte enthält oft an ihrer Spitze ein umschriebenes derberes Feld mit verdicktem Epithel, vermutlich besonders sensibel. Dazu kommt aber bei den abbes-

Fig. 179.



A Penis des abessinischen *Agriolimax gudellanus*. *B* Schläuche aus dem Drüsenwulst. *C* Penis von *Agr. afer*, geöffnet mit ausgebreiteter Reizfalte. *D* Penis von *Lytopelle maculata*, geöffnet. *E* deren Kalksporn, stärker vergr. *drw* accessorischer Drüsenwulst. *edr* Enddrüse. *rf* Reizfalte. *rp* Penisretractor. Nach Simroth.

sinischen Arten noch als Neuerwerbung im unteren Teil der Wand ein Besatz mit dichtgestellten, kurz tubulösen Drüsen. Eine besondere Steigerung erfährt der Reizkörper bei *Lytopelte* durch Auflagerung einer kalkigen, mit einem Sporn versehenen Platte. Änlich bei *Toxolimax*.

Sehr bemerkenswert ist bei dem kosmopolitischen *Agriolimax laevis* der häufige Mangel des Samenleiters und Penis; er wird bei den Tropenformen zur Regel. Die Prostata ist erhalten, doch werden ihre Tubuli im unteren Teile des Spermoviducts immer seltener. Oft bleibt ein kleiner Knopf als Rest des Penis sichtbar, aber ohne Samenleiter. Begattung ist selbstverständlich ausgeschlossen (s. u.).

Als eine Besonderheit der echten armenischen *Limax*, die in ihrer bänderlosen Zeichnung äußerlich zu *Lehmannia* zu gehören scheinen, mag die anscheinende Neuerwerbung eines fleischigen Reizkörpers bei Riesenwuchs erwähnt werden (*Limax tigris*). Er springt frei aus der Mitte der

einen glatten Wand des komprimierten Penis hervor, dessen andere Wand zu Wülsten verdickt und erhoben ist. *Monochroma* hat am kurzen cylindrischen Penis ein ziemlich weites Flagellum, das innen mit fingerförmigen Papillen zottig besetzt ist. Den Gipfel einer solchen Struktur erreicht *Paralimax*. Hier wird das Flagellum zum Penis, welcher letztere an dem langen Schlauch nur ein seitliches Cöcum bildet, das den Samenleiter aufnimmt und nur bei wenigen Arten mit einem kurzen zweiten Flagellum versehen ist. Der Beweis der Funktionsverschiebung liegt in dem veränderten Muskelansatz des Penisretractors, der den Penis unversorgt läßt, um sich als langes Platysma oder in mehrere Zweige aufgelöst entlang dem Flagellum zu inserieren. Das ist stark muskulös, in verschiedener Weise nach dem Blindende zu verjüngt, bisweilen mit Einteilung in immer dünnere Abschnitte, innen voller fingerförmiger Papillen. Offenbar wird es bei der Copula ganz ausgestülpt als Haftorgan.

Der Penisretractor kommt bei der Gruppe immer vom Diaphragma, bei den Kaukasiern nicht selten gespalten in einen Zweig für den Penis und einen kürzeren für das Flagellum. Bildungen, wie der Penisblindsack von *Limacopsis* und *Gigantomilax*, erhalten ihre Muskeln vom benachbarten Integument.

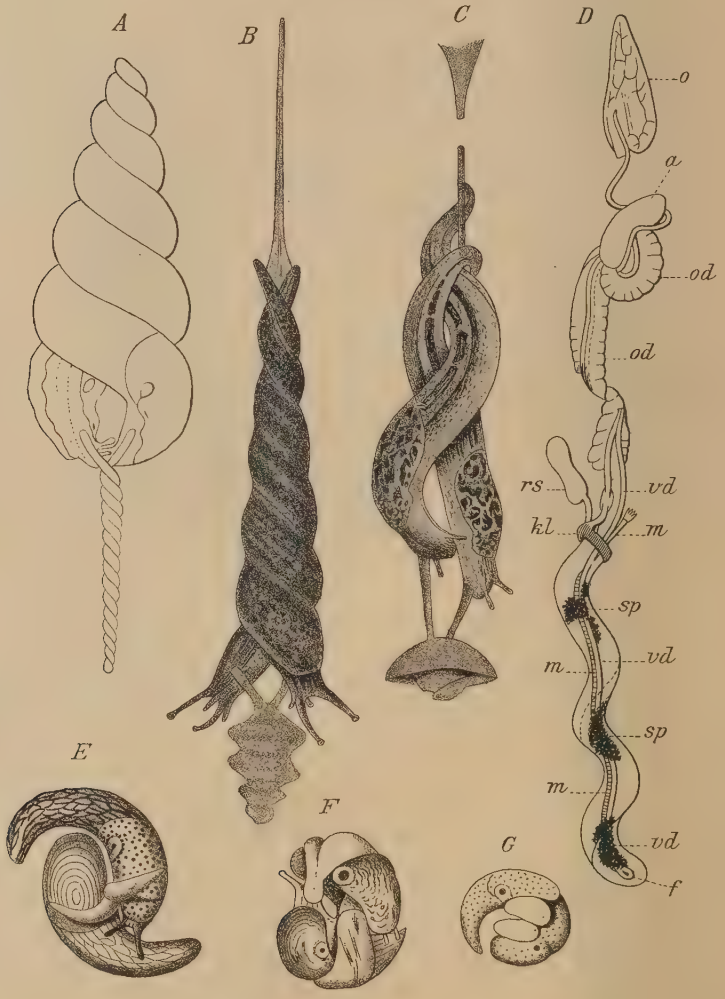
Aus dem Penis von *Limax maximus* beschreibt Nalepa ein reiches Nervengeflecht mit kleinen eingelagerten Ganglien, aus meist wenigen Nervenzellen von geringem Umfang gebildet.

Begattung.

Eine Anzahl Bilder von Tieren, die in Copula gefangen waren, konnte ich geben. Sie haben indes nur bedingten Wert, insofern als bei den Manipulationen des Samenleiters jedenfalls eine partielle, auf den Reiz hin wohl meist nicht ganz naturgemäße, sondern gewaltsame Retraction stattgefunden hatte. Wichtiger ist die genaue Beobachtung des Vorgangs. Er zerfällt in Vorspiel und Copula. Das Vorspiel besteht im gegenseitigen Bearbeiten des Hautmuskelschlauchs, vorwiegend in der Nähe der Genitalöffnung, doch keineswegs ausschließlich. Die Bedeutung liegt anscheinend in der Umstimmung des Muskeltonus, damit der auf die Leibeshöhle ausgeübte Druck das Blut nicht wie gewöhnlich in Kopf und Fühler treibt und sie ausstülpt, sondern auf die Begattungsorgane wirkt. Die Umgebung der Geschlechtsöffnung muß vermutlich erschlaffen. Inwieweit das Vorspiel auf die Disposition der Genitalien selbst wirkt, läßt sich bei den Tieren, die keine Spermatophore bilden, schwerlich entscheiden. Bei den Formen ohne ausgebildete Reizorgane wird der Reiz vorwiegend, ja wohl ausschließlich durch die Radula ausgeübt, mit der sich die Schnecken gegenseitig in der Umgebung der Geschlechtswerkzeuge kräftig belecken. Das kann so gierig geschehen, daß ganze Stücke der Haut weggeschabt werden. Entsprechende Substanzverluste findet man bisweilen mitten auf dem Mantel, besonders aber am rechten vorderen Rande der Mantelkappe

über dem Genitalporus, wo große Stücke fehlen können. Ich kenne die Erscheinung namentlich bei den großen Arten von *Limax*, *Lehmannia*, *Paralimax*, doch auch bei *Amalia*, wiewohl selten, ebenso bei Urocycliden.

Fig. 180.



Copula von Limaciden. *A—D Limax maximus*, *B* und *C* in Schleimfäden hängend, *D* Die Geschlechtswerkzeuge eines Tieres während der Begattung. *E Agriolimax agrestis*, zwei verschieden gefärbte Exemplare im Vorspiel. *F*, *G Agriolimax lombricoides*, *F* im Vorspiel, *G* in der Begattung. *a* Eiweißdrüse. *f* Öffnung des Samenleiters. *kl* Geschlechtsöffnung. *m* Penisretractor. *o* Zwitterdrüse. *od* Spermoviduct. *rs* Bursa copulatrix. *sp* Spermamassen auf der Außenseite des Penis. *vd* Samenleiter. *A* nach Werlich. *B* nach Boch-Buschmann. *C* nach Adams. *D* nach Purkynje. *A—D* aus Kew. *E—G* nach Simroth.

Erklärung von Tafel XXV.

Geschlechtswerkzeuge von Basommatophoren.

Fig.

1. *Siptonaria pectinata L.* Die Zwitterorgane. *ed* Eiweißdrüse. *gcl* Genitalcloake. *ps* Prostata. *rs* Bursa copulatrix. *sd* Schleimdrüse. *zw* Zwitterdrüse. *zwg* Zwittergang.
2. *Siptonaria aspera.* Der vordere Teil des Genitalapparates. *fl* Flagellum. *gö* Genitalöffnung. *pe* Penis. *pr* Prostata. *pr*, Prostatastiel. *rs*$_1$ Bursagang. *spov* Spermoviduct.
3. *Chilina patagonica. a—d* Querschnitte durch den Zwittergang an den auf Textfig. 161 (S. 493) bezeichneten Stellen. *drz* Drüsenzellen. *flz* Flimmerzellen. *mu* Muskeln.

4 und 5. *Chilina dombegana.*

4. Vagina geöffnet und ausgebreitet. *hl* Hautleisten.
5. Penis ausgestülpt. *den* Zähne. *pli* Falten.

6—8. *Gadinia peruviana.*

6. Schnitt durch einen Acinus der Zwitterdrüse. *o* Eier. *sp* Spermatozonien und Spermatozoen.
7. Schnitt durch die Vagina mit dem Vaginaschließmuskel *schlmu.*
8. Teil des Penis, nach einem Totalpräparat in durchscheinendem Lichte. *ips* innere Penisscheide. *p* Penis. *ps* Penisscheide. *retr.* Penisretractor. *vd* Samenleiter.

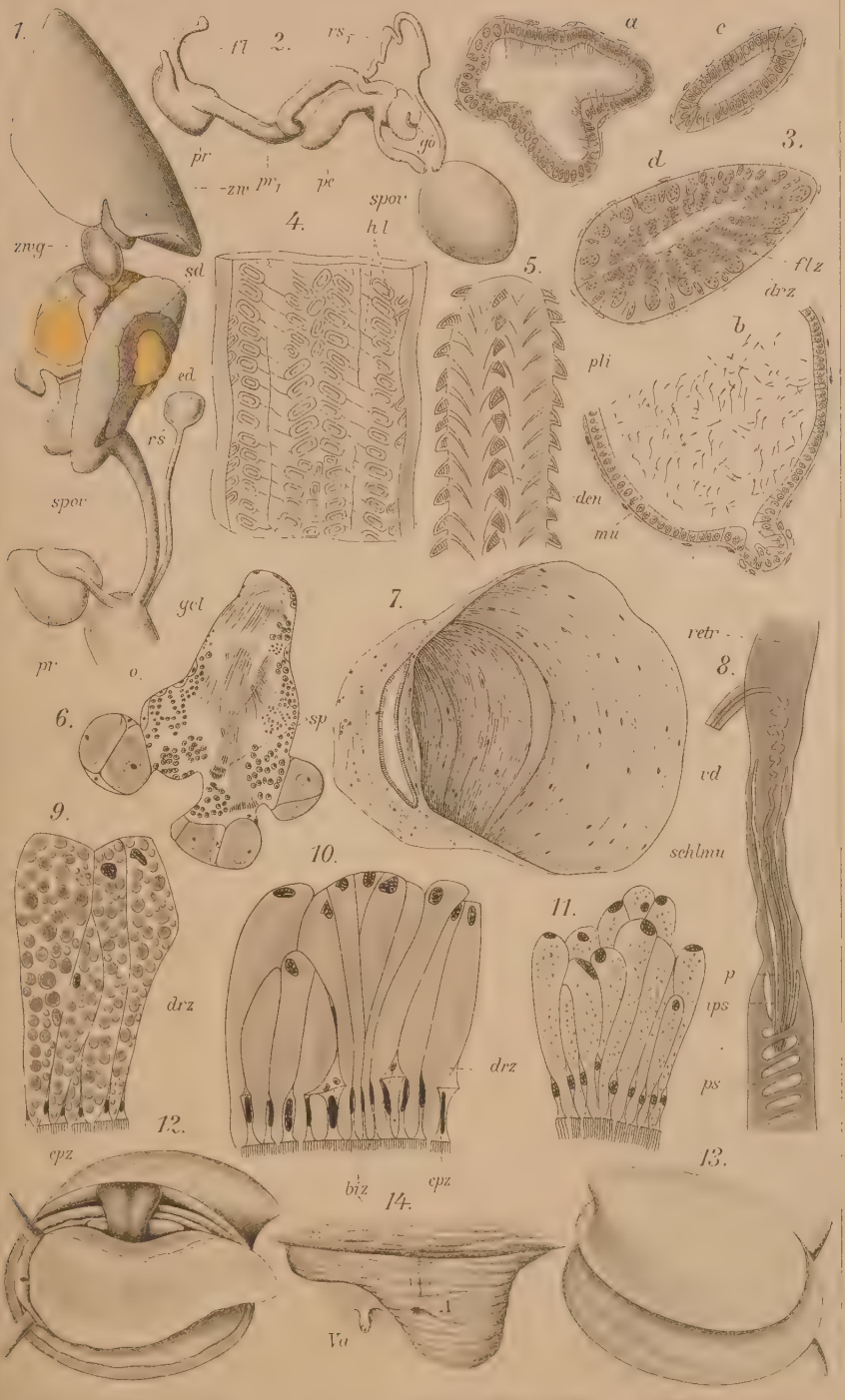
9—11. *Gadinia Garnoti.*

9. Schnitt durch die Eiweißdrüse. *drz* Drüsenzellen. *epz* Epithelzellen.
10. Schnitt durch die Schalendrüse. *biz* Bindegewebszelle. *drz* Drüsenzelle. *epz* Epithelzelle.
11. Schnitt durch die Prostata.

12—14. *Ancylus fluviatilis.*

12. Zwei Tiere in Copula, von unten gesehen.
13. Dieselben, von oben gesehen.
14. Mantellappen mit dem After *A.* Davor die vorgewölbte weibliche Öffnung *Va.*

Fig. 1 und 2 nach Köhler. 3—5 nach Häckel. 6—11 nach Schumann. 12—14 nach Lacaze-Duthiers.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXVI.

Geschlechtswerkzeuge von Basommatophoren und Oncidiiden.

Fig.

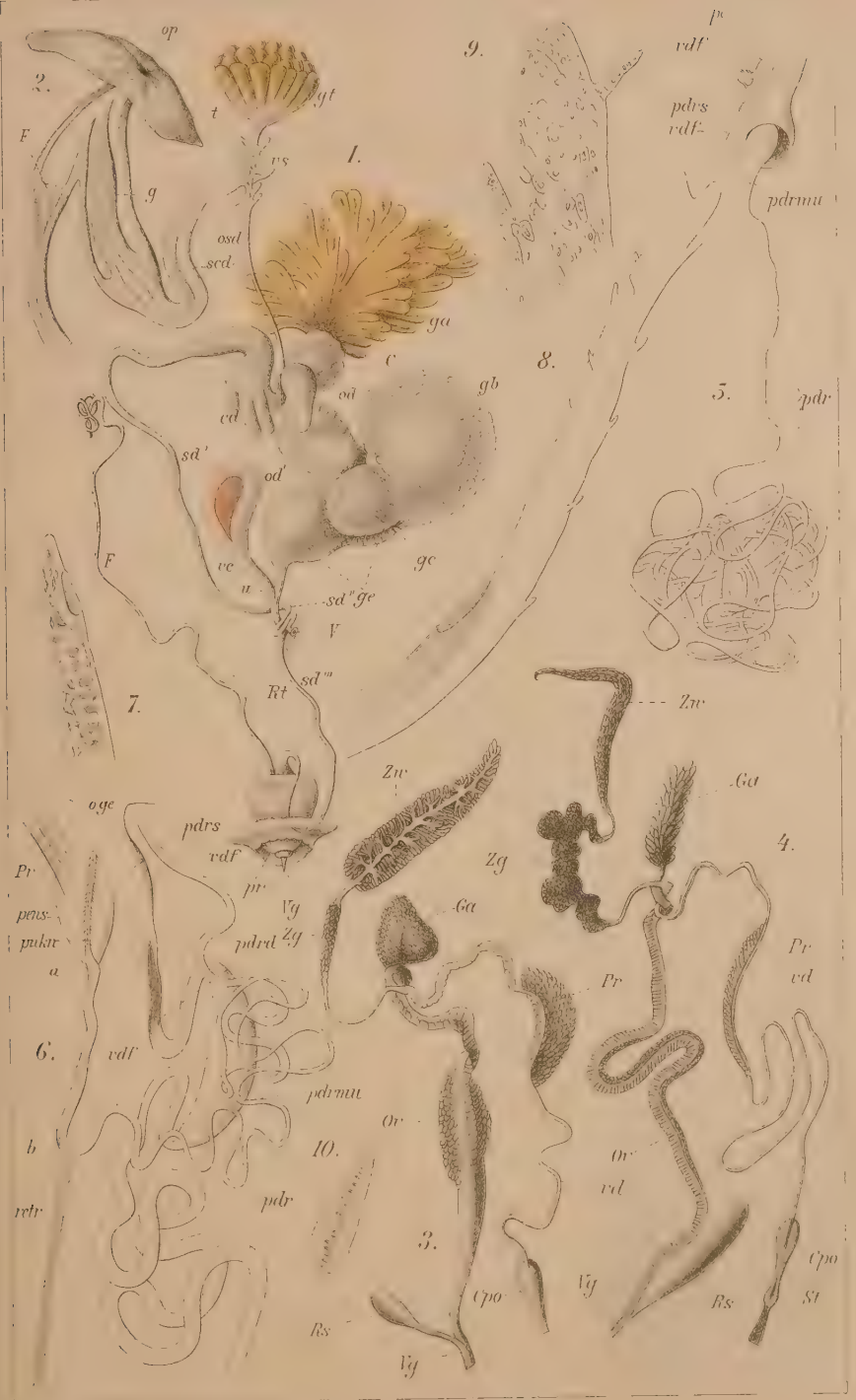
1 und 2. *Ancylus fluviatilis.*

1. Geschlechtswerkzeuge, Totalansicht. *C* Spermoviduct ein abgeplatteter Körper, in den der Zwittergang und die Eiweißdrüse münden, und der sich nach der anderen Seite in den männlichen und weiblichen Gang spaltet. *cd* Prostata. *F* Flagellum. *ga* Eiweißdrüse. *gb* erste accessorische oder Schleimdrüse; sie mündet in *gc*. *gc* der dritte Abschnitt des Oviducts. *ge* der letzte drüsige Abschnitt des Oviducts. *gt* Zwitterdrüse. *od*, *od'* die beiden obersten Eileiterabschnitte *osd* Zwittergang. *pr* Praeputium. *Rt* Grenze zwischen dem drüsigen Teil und dem Ausführgang des Flagellums. *sd'*, *sd''*, *sd'''* Abschnitte des Samenleiters. *n* Bursagang. *V* weibliche Öffnung. *vc* Bursa copulatrix. *Vg* Penis. *vs Vesiculae seminales.*
2. *Dr* Penis. *F* Flagellum. *g* Penis. *op* männliche Öffnung. *scd* Samenleiter. *t* Integument.
3. Geschlechtsapparat von *Planorbis corneus.*
4. Geschlechtsapparat von *Planorbis vertex.* *Cpo* Copulationsorgan. *ga* Eiweißdrüse. *Pv* Eileiterdrüse. *Pr* Prostata. *Rs* Bursa copulatrix. *St* Stilet. *vd* Samenleiter. *Zg* Zwittergang. *Zw* Zwitterdrüse.
5. Penis von *Peronina alta.* *pdr* Penis- oder Pfeildrüse. *pdrmu* musculöser Abschnitt der Penisdrüse. *pdrs* Penisdrüsenscheide. *pe* Penis. *vdf* Samenleiter.
6. Copulationsorgane von *Oncidium verruculatum.* *a* Übergang des Penis in die Penisscheide. *b* Insertion des Penisretractors. *o.ge* männliche Öffnung. *pdr* Penis- oder Pfeildrüse. *pdrd* Mündung der Penisdrüse. *pdrmus* musculöser Abschnitt der Pfeildrüse. *pdrs* Pfeildrüsenscheide. *pens* Penisscheide. *pnkn* Bedornte glans. *Pr* Protractoren, *retr* Retractor des Penis. *vdf* Samenleiter.
7. Spitze des durchbohrten Pfeildrüsenstachels oder Liebespfeiles von *Oncidium typhae.*

8—10. Oncidiella australis.

8. Spitze des durchbohrten Pfeiles.
9. Dessen äußerste Spitze mit dem Chondroidgewebe, stark vergr.
10. Zahn vom Penis, mit Chondroidgewebe.

Fig. 1 und 2 nach Lacaze-Duthiers. 3 und 4 nach Buchner. 5 und 6 nach Plato. 7—10 nach Semper.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig

Erklärung von Tafel XXVII.

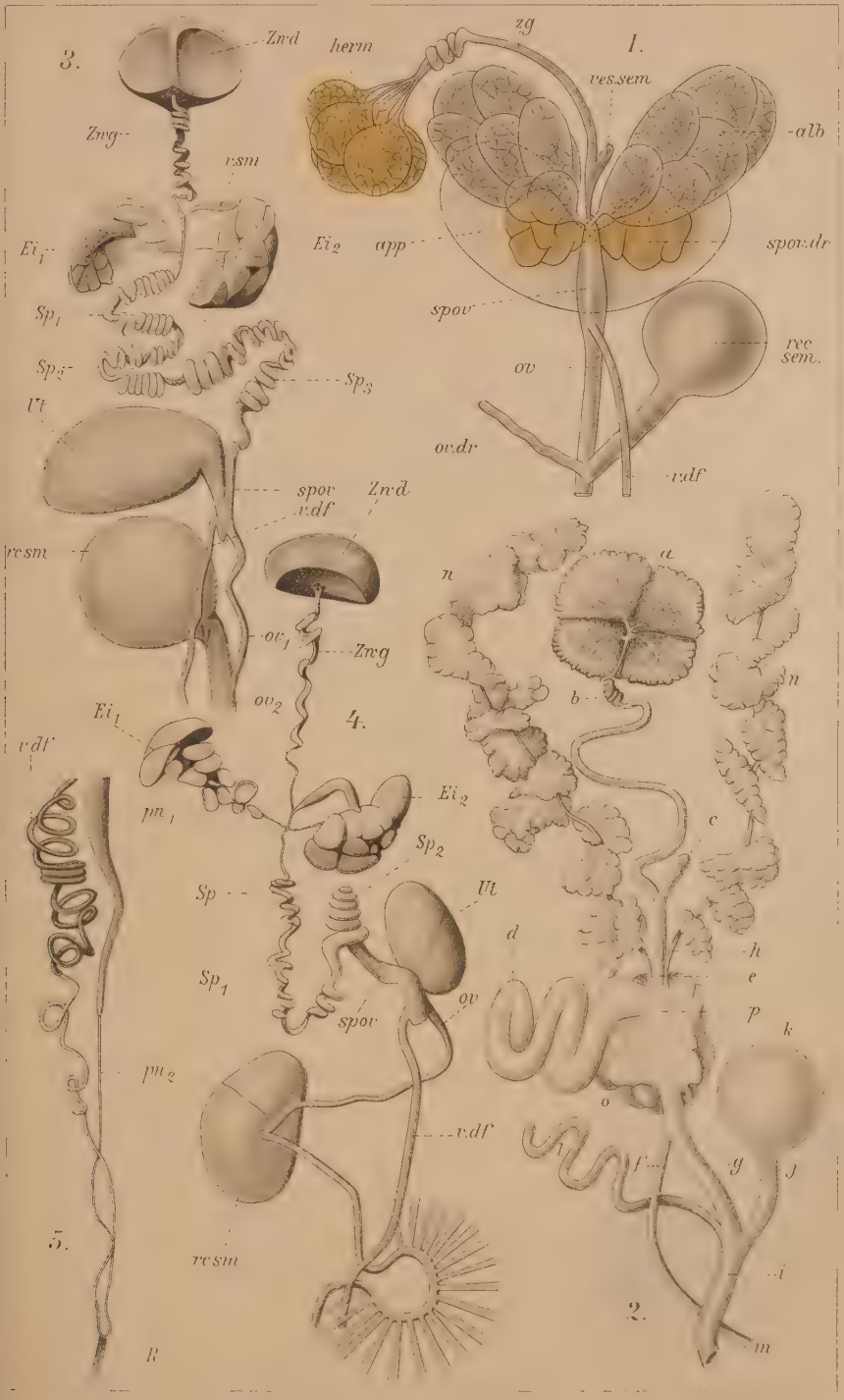
Geschlechtswerkzeuge von Oncidiiden.

Fig.

1 und 2. *Oncidiella.*

1. Zwitterapparat von *Oncidiella marginata.* *alb* Eiweißdrüsen. *app* Appendixdrüse. *bezw* Zwitterdrüse. *ov* Eileiter. *ovdr* Eiweißdrüsen. *rec.sem.* Bursa copulatrix. *spov* Spermoviduct. *spov.dr* Spermoviductdrüsen. *v.df* Samenleiter. *ves.sem* Befruchtungstasche. *zg* Zwittergang.
2. Zwitterapparat von *Oncidiella celtica.* *a* Gonade. *b* Zwittergang. *c* Befruchtungstasche. *d* Spiralgang. *e* Übergang des Zwittergangs in den Spermoviduct. *f* Samenleiter. *g* Oviduct. *h* Ausführgang der Eiweißdrüse. *i* Vagina. *j* Bursagang. *k* Bursa copulatrix. *l* Zwitterdrüse. *m* Eintrittsstelle des Samenleiters ins Integument. *n* Eiweißdrüse. *o* Uterus. *p* Stelle der inneren Spermoviductsrinne.
3. Zwitterapparat von *Oncidium Mariakrii.*
4. Zwitterapparat von *Oncidium fungiforme.* Ei_1, Ei_2, Eiweißdrüsen. ov_1 Oviduct. ov_2 Vagina. *rc.sm* Bursa copulatrix. *sp*, sp_1, sp_2, sp_3 Spiralgang des Spermoviducts. *spov* Spermoviduct. *Ut* Uterus. *v.df* Samenleiter. *Zwd* Zwitterdrüse. *Zwg* Zwittergang.
5. Penis von *Oncidium fungiforme.* pn_1 distaler, pn_2 proximaler Abschnitt des Penis. *R* Retractor. *v.df Vas* deferens.

Fig. 1 nach v. Wissel. 2 nach Jogeux-Loffuie. 3—5 nach Stantshönsky.


3.
Znd
herm
zg
1.
ves.sem
Zwg
vsm
alb
Ei1
Ei2
app
spov.dr
Sp1
spov
Sp2
Sp3
ov
rec sem.
Ut
ov.dr
vdf
spov
Znd
vdf
resm
a
n
ov1
Zwg
b
n
Ei1
ov2
4.
vdf
pm1
Ei2
c
Sp2
Sp
Ut
d
h
Sp1
ov
e
p
k
spov
pm2
o
vdf
f
g
j
5.
resm
i
2.
R
m

Erklärung von Tafel XXVIII.

Geschlechtswerkzeuge von Vaginula
s. Veronicella und Ostracolethe.

Fig.

1. Zwitterorgane von *Vaginula Leydigi.*
2. Dieselben von *Vaginula Hedlegi.* *b.c.* Bursa copulatrix. *cy* Prostata. *gel* Eiweißdrüse. *od* Oviduct. *pg* weibliche Genitalöffnung. *pr* Prostata. *vd* Samenleiter. *ves* Vesinola seminalis (Befruchtungstasche). *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.
3. Weibliche Endwege von *Vaginula Hennigi.* *pr* Prostata. *rec* Bursa copulatrix. *vd* Samenleiter.
4. Männliche Endwege von *Vaginula Leydigi.* *p* Penis (Penisscheide). *pf* Pfeildrüse (Pfeildrüsenscheide). *rp* Penisretractor. *vd* Samenleiter.
5. Männliche Endwege von *Vaginula Hedlegi.* Bezeichnungen wie in Fig. 4.

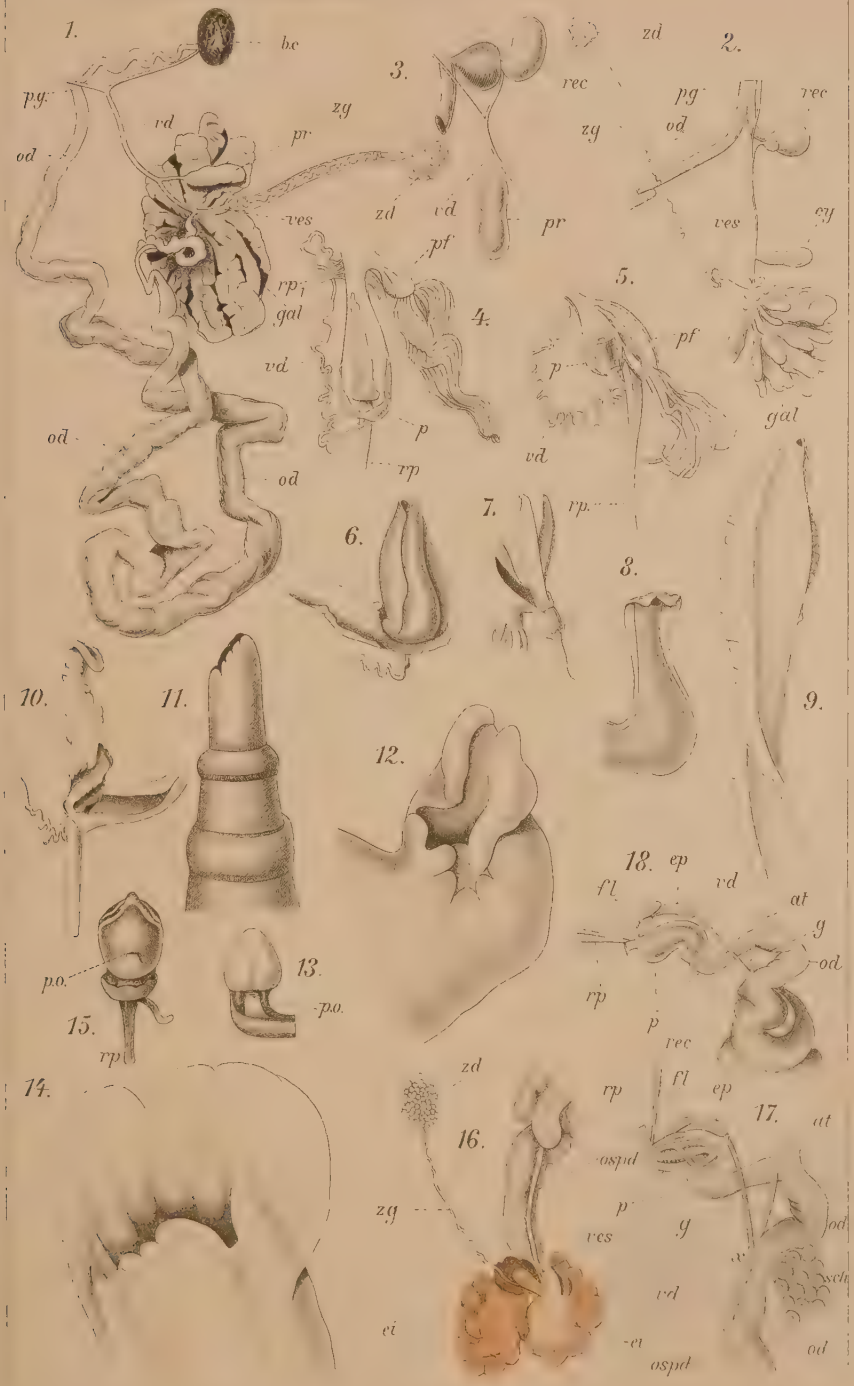
6—15. Penis verschiedener Vaginula-Arten.

6. *Vaginula Gagi.*
7. *Vaginula Strebelii.*
8. *Vaginula marginata.*
9. *Vaginula Tannagi.* Endstück des Penis.
10. *Vaginula coerulescens.*
11. *Vaginula telescopium.*
12. *Vaginula immuaculata.* Endstück des Penis.
13. *Vaginula Martensi.* *p.o.* Öffnung des Samenleiters.
14. *Vaginula kreidelii.*
15. *Vaginula Reinhardti.* *p.o.* Öffnung des Samenleiters.

16—18. *Ostracolithe Fruhstorferi.*

16. Oberer Teil der Genitalien.
17. Unterer Teil der Genitalien nach Wegnahme des geknäuelten Abschnitts des Spermoviducts.
18. Unterer Teil mit dem aufgeknäuelten Oviduct und der Bursa copulatrix. *at* Atrium genitale. *ei* Eiweißdrüse. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum. *g* sekundäre Verbindung des Atriums mit einem oberen Abschnitt (3). *od* Eileiter. *ospd* Spermoviduct. *p* Penis. *rec* Bursa copulatrix. *rp* Penisretractor. *sch* scheibenförmiges Organ (Auflösung des Samenleiters in durchbohrter Muskelscheibe). *vd* Samenleiter. *x* Verbindungsstelle des Samenleiters mit *sch.* *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.

Fig. 1—5, 16—18 nach Simroth. 6—15 nach Semper.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXIX.

Geschlechtswerkzeuge von Succineiden, Janelliden und Arioniden s. l.

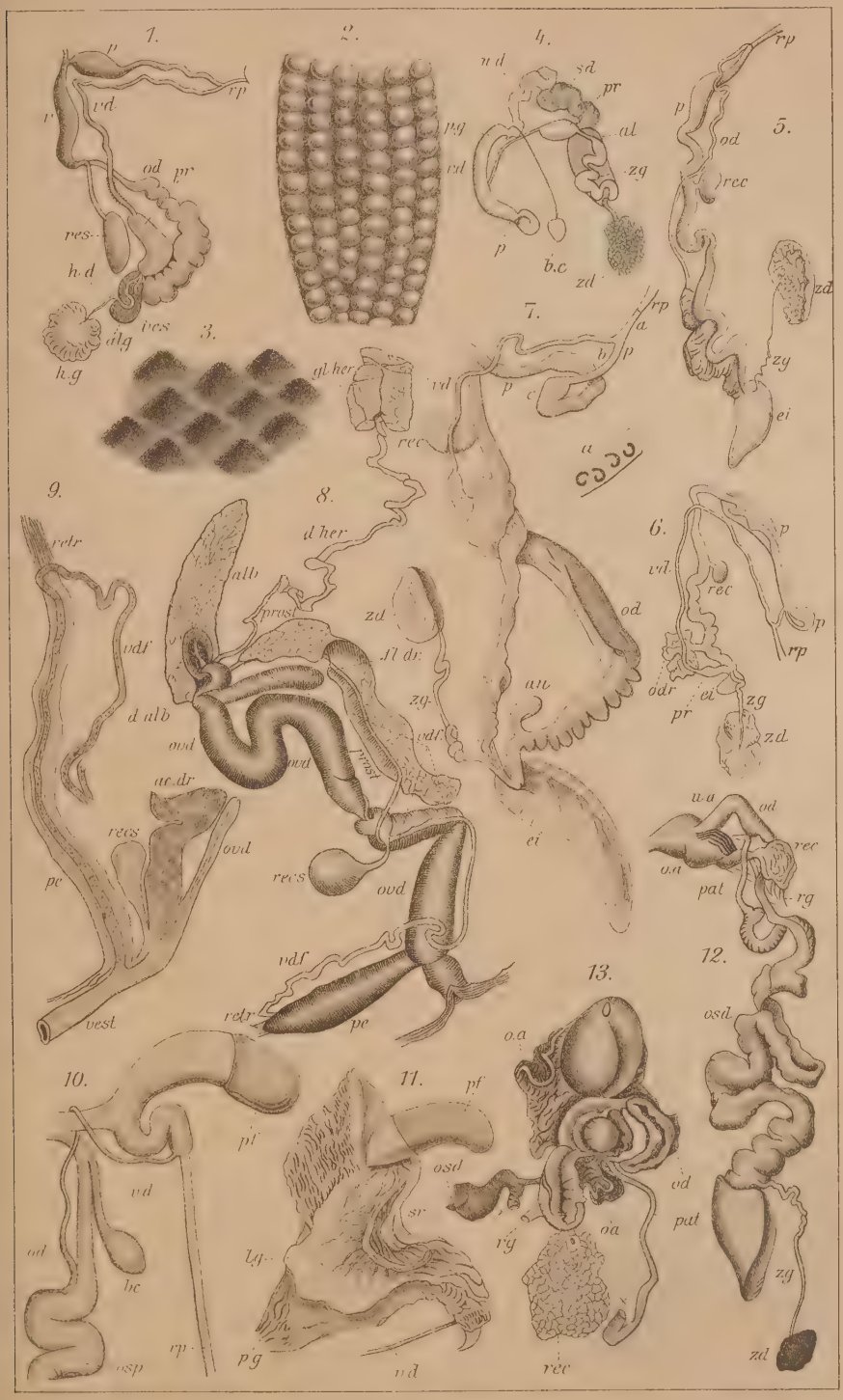
Fig.

1—3 *Hyalimax* (*Neohyalimax*) *brasiliensis.*

1. Genitalapparat.
2. Vagina, geöffnet.
3. Penis, geöffnet.
4. *Hyalimax* von den Mascarenen. Genitalapparat.
5. *Janella bitentaculata.* Genitalapparat.
6. *Janella marmorea.* Genitalapparat.
7. *Aneitea Graeffei.* Genitalapparat. *a*, *b*, *c* Abschnitte des Penis. In *a* daneben ein Stück des Penis mit durchscheinenden Reizpapillen.
8. Genitalapparat einer unbestimmten *Aneitea.*
9. Geschlechtsendwege von *Aneitella virgata.*
10. und 11. *Oopelta polypunctata.*
10. Genitalendwege.
11. Der Copulationsapparat, geöffnet.
12. und 13. *Ariunculus Isselii.*
12. Genitalapparat.
13. Geschlechtsendwege, geöffnet. Die beiden mit × bezeichneten Stellen gehören zusammen als das untere Ende des Spermoviducts.

ac.dr Accessorische Drüse. *an* Befruchtungstasche? *al*, *alb*, *alg* Eiweißdrüse. *b.c* Bursa copulatrix. *d.alb* Ausführgang der Eiweißdrüse. *ng.her* Zwittergang. *ei* Eiweißdrüse. *fl.dr* Flaschenförmige Drüse. *gl.her.* Zwitterdrüse. *hd* Zwittergang. *hg* Zwitterdrüse. *lg* Ligula. *nd* Nitramentaldrüse. *o.a* Oberes Atrium genitale. *od*, *ord* Eileiter. *odr* Eileiterdrüse. *osd*, *osp* Spermoviduct. *p* Penis. *pat* Epiphallus. *pe* Penis. *pf* Pfeildrüse. *p.g* Geschlechtsöffnung. *pr*, *prost* Prostata. *rec*, *res* Bursa copulatrix. *retr* Penisretractor. *rg* Genitalretractor. *rp* Penisretractor. *sd* Schalendrüse? *sr* Samenrinne. *u.a* Unteres Atrium genitale. *v* Vagina. *vd*, *vdf* Samenleiter. *ves* Befruchtungstasche. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.

Fig. 1—7, 10—13 nach Simroth, 8 und 9 nach Glamann.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Ja selbst eine der großen brasilianischen *Vaginula*-Arten hatte einen gewaltigen Defekt am Perinotum über der Geschlechtsöffnung. Arten mit Reizkörper strecken diesen heraus, die Spezies von *Agriolimax* bald die fleischige Geißel, bald Wülste und Reizplatten. Sie legen sich auf den Rücken des Partners, den sie an beliebiger Stelle betasten und und drücken. Der Reiz führt zu verstärkter Schleimentleerung der ganzen Haut, deren maximale Steigerung am besten bei den großen *Limax*-Arten mit roten Farbdrüsen hervortritt, denn jetzt, und nur jetzt, wird dem farblosen Schleim auch das farbige Excret beigemischt. Da die Tiere während des Vorspiels in gekrümmter, auf der rechten Seite konkaver Haltung umeinander kreisen, entsteht ein rundlicher Schleimfleck, der die Stelle einer vorhergegangenen Copula auf das deutlichste verrät. Nachdem durch das Vorspiel die nötige Disposition erreicht, schießen die Penes heraus und rollen sich umeinander, das Sperma wird entleert und in die Bursa des Partners übergeführt. Die Begattung ist an Zeiten hoher Luftfeuchtigkeit gebunden, sie erfolgt daher namentlich während der Nacht, bei den Ackerschnecken auch in den Abend- und Morgenstunden oder bei Regenwetter zu beliebiger Tageszeit, am stärksten nach einem warmen Regen, der auf eine Trockenzeit folgt. Die Konkavität der rechten Körperseite steigert sich jetzt zur Schraube, indem bei den Ackerschnecken die Vorderkörper sich vom Boden erheben und spiralig umfassen. *Limax maximus* sucht einen erhöhten Standort auf, eine Mauerfläche oder einen Zweig. Da kann es denn kommen, daß die schweren Tiere, ganz und gar schraubig zusammengedreht, von der Unterlage in die Luft hinabgleiten und an dem starken Schleimband hängen. Die Schwere läßt ebenso das Blut in den Penis sich an der Spitze sacken und treibt diese zu mancherlei Formen auf, die namentlich Kew beschrieben hat. Dabei gleitet das Sperma von der Spitze der Ruten unter dem umgelegten Hautkamm (s. o.) unter peristaltischen Bewegungen gegen die Basis in die Bursa des Partners. Anders bei den Ackerschnecken. Hier wird der Anfang einer Spermatophore gebildet, indem der Same in eine dicke, feste Schleimhülle gepackt ist, die wohl aus der Penisdrüse (s. o.) stammen muß. Es geschieht oft, daß die eine dieser Patronen ihr Ziel verfehlt und nicht in der Partners Bursa gelangt. Dann findet man sie nach beendeter Copula auf dem Schleimbett liegen. So namentlich bei *Agriolimax agrestis*, bei dem nach einem Vorspiel, das eine längere Reihe von Minuten währt, die Copula selbst sich in einem geringen Bruchteil einer Minute vollzieht. Hier walten sehr verschiedene Unterschiede. Bei *Agr. laevis* geschieht die Copula weit langsamer, und bei einer portugiesischen Art *(Agr. lombricoides)* sah ich die Tiere nach langem Vorspiel noch eine Viertelstunde lang die eigentliche Begattung ausführen. Derartige physiologische Differenzen sind offenbar in hohem Maße geeignet, Bastardierung benachbarter Formen zu verhindern. Sie verlangen die peinlichste Berücksichtigung auch geringer morphologischer Einzelheiten,

die man gern vernachlässigen möchte, zur systematischen Trennung der Arten.

Ein eigenartiges Begattungszeichen findet sich bei einigen kaukasischen Ackerschnecken in einem schwarzen Ring am Penis um die Eintrittsstelle des Samenleiters. Es fehlt unerwachsenen Tieren und tritt dann plötzlich hervor, vermutlich nach der ersten Copula an der Stelle, die als Penisspitze dem stärksten Blutdruck und wohl auch dem stärksten Nervenreiz ausgesetzt war. Die einmalige kurze Exposition an die freie Luft unter physiologisch auf das höchste gesteigerten Bedingungen scheint zur Erzeugung der Pigmentablagerung zu genügen.

Limax maximus zeichnet sich durch ein sonderbares Gelüste nach der Copula aus; der eine Partner von zwei Tieren, die, am Schleimband hängend, die Begattung vollzogen, mag sich zum Boden herablassen, während der andere das Schleimband auffrißt und so wieder nach oben gelangt. Die Erscheinung an das Fressen des Schwanzdrüsensekrets von Seiten geschlechtlich erregter Individuen bei *Arion* (s. o.).

Noch läßt sich ein physiologisches Moment feststellen, nämlich der Ausschluß jeder individuellen Zuneigung und sexuellen Zuchtwahl. Die Tiere werden lediglich durch ihre eigene Disposition zur Begattung angeregt, gleichgültig mit welchem Individuum, soweit es nur derselben Spezies angehört. Das zeigt sich nach einem warmen Sommerregen, wenn zahlreiche Ackerschnecken den Boden verlassen, um zu copulieren. Stoßen zufällig drei Tiere zusammen, so kreisen sie alle drei eng umeinander und bilden im Vorspiel ein gemeinsames Schleimbett, wobei ebenso oft *a* und *b*, oder *a* und *c*, oder *b* und *c* in die normale Lage eines Paares kommen. Diejenigen, bei denen das Herausschießen der Penes in solcher Lage gleichzeitig geschieht, paaren sich. Das dritte unbefriedigte Stück kriecht, anscheinend gleichgültig, von dannen.

Hier mag auf einen gewissen Mangel an morphologischer Festigung in der Lage der Copulationswerkzeuge im Körper hingewiesen werden. Penis, Flagellum usw. nehmen nach der Copula keineswegs immer dieselbe Lage ein, die sie vorher hatten. Sie ziehen sich in die Stellen der Leibeshöhle zurück, die, vielleicht nach der zufälligen Füllung der Darmschenkel, den geringsten Widerstand bilden. Es ist wohl anzunehmen, daß auf dieser morphologischen Freiheit jene reiche Astbildung beruht, die sich in geringen Verschiebungen der gegenseitigen Mündungsverhältnisse zwischen Atrium, Penis, Oviduct, Vagina u. dergl. ausspricht, wie sie namentlich bei den Urocycliden hervortrat (s. o.).

Eine ähnliche Verschiebung des Penis, scheinbar individuell, vermutlich aber zeitlich bei demselben Individuum, wird schon von Basommatophoren gemeldet.

Über Selbstbefruchtung s. u.

δ) Limaciden mit Epiphallus und Spermatophore. (*Epiphalloidea*).

Amalia, Parmacella und *Boettgerilla* sind durch den cylindrischen Penis mit Epiphallus gekennzeichnet, aber ohne Flagellum. Jede Gattung scheint dazu mit großer Reizdrüse zu beginnen und dann besondere Wege der Differenzierung einzuschlagen.

Parmacella (XXXIII 1—5) ist zudem diejenige Schnecke mit Spermoviduct, welche die Prostata zur höchsten Leistung steigert. Ihre Drüsentubuli bilden nicht nur den dichten Besatz der Samenrinne, sondern häufen sich oben unter Gruppierung zu massigen Lappen so, daß scheinbar der Albumindrüse eine zweite sich anlagert. Der Penis sitzt unten am Atrium, das sich gegen den Oviduct hin vertieft zur Vagina. Sie trägt im einfachsten Fall eine doppelte Drüse, nämlich einmal einen dicken Ring einzelliger Phiolendrüsen, ähnlich *Arion* (s. o.), sodann seitlich ansitzend als langen Drüsenschlauch die Pfeildrüse, die in ganzer Ausdehnung secretorisch ist und ohne Papille mündet. Bei der weiteren Entwicklung verteilen sich die Drüsenzellen des Ringes auf das ganze Atrium, so daß sie nicht mehr subcutan hervorragen, sondern der Muskelwand sich einlagern (s. u.). Der Pfeildrüsenschlauch verliert weiterhin seine secretorische Funktion und wird muskulös, mit Längswülsten im Innern. Einer davon pflegt sich als fleischiger, langkonischer Reizkörper (‚Clitoris') loszulösen, er wird zum Reizorgan wie bei der gemeinen Ackerschnecke. Der Schlauch, oft am Ende krummstabförmig gebogen, erhält vom Boden der Leibeshöhle einen oder mehrere Retractoren. Merkwürdig ist die Neigung zu Wucherung, die zur Anlage einer zweiten, fast immer kleineren und weniger ausgeprägten solchen Tasche führt, als Zweig der ersten. Die Bursa ist verschieden lang gestielt, wobei der Nachdruck auf den Gang gelegt ist, der bald gewöhnlich cylindrisch, bald kuglig angeschwollen ist mit reichem Relief der inneren Wände. Auch dieser meist indifferente Teil erhält hier seinen besonderen Wert unter den Copulationswerkzeugen. Denn die cylindrische, mit langem Endfaden ausgestatte Spermatophore wird während der Copula durch die Glans in der Wand des Bursagangs befestigt, indem das noch weiche Fadenende zu einer flachen Scheibe abgeplattet wird. Ja der Druck des Penis ist so stark, daß er die Bursawand bruchsackartig vorwölbt. Dabei ist es merkwürdig genug, daß dieser Bruchsack, gewissermaßen als eine sekundäre Bursa, bei Tieren, die kurz nach der Copula seciert wurden, noch erhalten ist. (Die Erscheinung erinnert an die oben erwähnte doppelte Bursa einiger Basommatophoren). Bei der Copula wird auch das Atrium mit ausgestülpt, das bei der kaukasischen *L. Olivieri* eine große, seitliche, in der Peripherie durch zahlreiche Muskeln an den Boden der Leibeshöhle befestigte Tasche darstellt. Sie hat eine dicke, muskulöse Wand und ist dicht mit fingerförmigen Zotten ausgekleidet. Die Wand sowohl, wie die Zotten, sind durchsetzt von langhalsigen Drüsen-

zellen, die, entgegengesetzt gerichtet, an der Basis der Zotten, also in der eigentlichen inneren Wandfläche ausmünden. Diese Drüsen entsprechen wohl dem Drüsenring der einfachsten Formen (s. o.). Der Epiphallus, cylindrisch oder distal wieder zum engen Kanal verjüngt, mündet in den obersten, meist sackartig abgetrennten Abschnitt der Penisscheide, der sich ein cylindrischer, stark muskulöser Schlauch anschließt. Der obere Sack enthält den eigentlichen Penis als durchbohrte oder solide Glans von verschiedener Form, bald wie ein flacher Napf, bald ein Cylinder mit geschwollenem Ende, das mit Reiz- oder Haftpapillen besetzt ist; der untere Teil der Penisscheide ist mit spitzkonischen, mit einem Cuticularüberzug versehenen Papillen ausgestattet — eine lange Entwicklungsreihe innerhalb einer Gattung.

Nicht geringer, aber schroffer sind die Differenzen bei

Amalia (XXXIV 3—6).

Das Gemeinsame ist ein cylindrischer Epiphallus, der mit kurzer durchbohrter Papille in einen derbwandigen Penisschlauch mündet, letzterer mit reichen Längswülsten. Dazu der Bursagang in ähnlicher Vielseitigkeit wie bei *Parmacella*, ebenso ein beutelförmiges Atrium. Dazu als Sonderausrüstungen Reizorgane und Drüsen, die im einfachsten Falle fehlen können. Als Reizorgan entweder eine Anzahl, etwa ein halbes Dutzend konische Papillen rings im Atrium oder — am häufigsten — ein halbmondförmiger Reizkörper mit harten Zähnen auf der konkaven Seite; er liegt meist unten im Atrium, kann aber auch in den Schlauch der Penisscheide übertreten. Die Drüsen auch hier von doppelter Form und vermutlich doppeltem Ursprung. Die eine Gruppe entspricht dem Drüsenring des Atriums von *Parmacella*, bleibt aber nicht in der Wand, sondern wächst subcutan zu Tubulis aus. Sie stehen zunächst rings herum, rücken dann zu zwei symmetrischen Gruppen zusammen und treten schließlich nur auf die eine Seite über, wo ein derber kompakter Drüsenkörper durch zahlreiche gewundene Schläuche ins Atrium mündet. Allen diesen steht scharf gegenüber bei der cyprischen Form (*Subgenus Cypria*) eine Pfeildrüse von mehr als Körperlänge in der ursprünglichen Gestalt der Simrothschsn Drüsen von *Atopos* oder der Pfeildrüse der Oncidien.

Vielleicht schließt sich die kleine kaukasische

Boetgerilla (XXXIV 7)

hier an, ohne alle Anhänge, aber mit einem merkwürdigen Epiphallus (?), einer Muskelspindel, vorwiegend mit Längsfasern, die dem Samenleiter im oberen Teil, weit entfernt vom Penis, eingelagert ist. Ja der distale Teil des Vas deferens ist viel enger als der proximale. Ich glaubte sie als Pfeildrüse von ursprünglicher Form deuten zu sollen, indem der Penisschlauch als eine Ausstülpung des Atriums sich mit dem distalen, das Vas deferens mit dem proximalen Ende verbunden hat.

Die Spermatophoren von *Parmacella* und *Amalia* sind verschieden,

haben aber einen auffallenden gemeinsamen Zug. Die von *Amalia* sind cylindrisch oder spindelförmg mit einem reichen Besatz von Dornenbüscheln auf der einen Hälfte. Die von *Parmacella* entbehren aller Vorsprünge und laufen in einen langen Faden aus, der dem bedornten Ende von *Amalia* entsprechen dürfte. Denn der gemeinsame Zug ist der, daß das zuletzt entleerte, noch weiche Ende der Spermatophore vom Penis fest in die Wand des Partners gedrückt und gestempelt wird, und zwar zumeist im Bursagang, daher dessen Ausbildung (s. o.). Bei *Amalia* findet man gelegentlich eine Spermatophore gegen die vorher eingeführte befestigt.

Mit solchen Sonderheiten hängt wohl auch eine kräftige Ausbildung des Retractorensystems zusammen. Außer dem typischen, diaphragmatischen Penismuskel hat *Parmacella* verschiedene Bündel, welche den Epiphallus an den Penis heften; bei *Amalia* treten mehrere Muskeln von der Haut zum proximalen Penisende.

Die Limaciden scheinen durchweg Eier zu legen.

ε) Südasiatische Halbnacktschnecken. *Parmarion* und Verwandte (XXXIV 8—15).

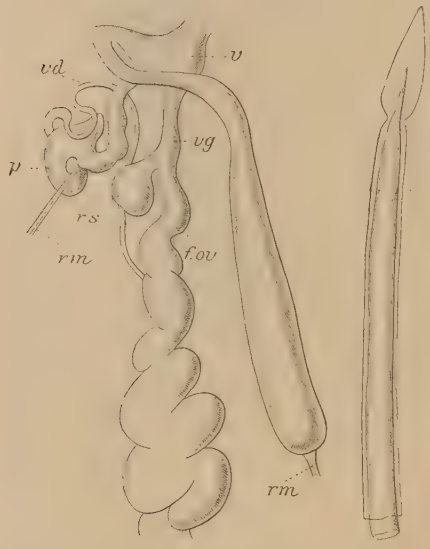
Der altertümliche Charakter dieser Gruppe, welche der malaiischen Inselwelt bis Indien und Australien eigen ist, prägt sich in den Genitalien insofern aus, als die Pfeildrüse, soweit sie vorhanden ist, in ihrer ursprünglichen Form als einfacher Schlauch sich erhalten hat, der mit fleischiger Papille in die Pfeildrüsenscheide mündet, und zwar trägt sie immer eine kalkige, durchbohrte Spitze von verschiedener Form. Daneben geht, bei gleichem äußeren Habitus, eine Reihe ohne die Drüse. Besonderheiten liegen auch hier wieder in der Insertion der Bursa, die ungestielt oder mit langem Gange versehen sein kann, in der Form und Bewaffnung der stets vorhandenen Spermatophore, in der Ausstattung des Epiphallus mit Anhängen und in der Ausbildung des Penis. Häufig ist der Epiphallus distal verjüngt und durch Befestigung eines proximalen Teiles am Penis zu einem Ringe gekrümmt, der in einer sackförmigen Hülle liegen kann. Dadurch werden die Bilder oft unklar, wenn bloß eine Umrißzeichnung vorliegt. Hierher gehören etwa *Parmarion*, von dem Collinge die Gattung *Wiegmannia* abtrennen will, *Nilghiria*, *Paraparmarion*, *Microparmarion*, *Collingea*, *Isselentia*, die Collinge besser *Isselia* genannt hätte, *Damayantia*, *Parmella*, *Parmacochlea*, *Girasia* u. a. Seit Sempers Bearbeitung haben sich außer mir namentlich Collinge und Wiegmann, auch Hedley und Godwin-Austen mit der Gruppe befaßt.

Die Pfeildrüse ist cylindrisch oder spindelförmig, bisweilen distal in einen längeren Schlauch verjüngt, wie es scheint, stets mit kurzem, endständigem Retractor versehen. Von *Isselia* beschreibt Collinge ihre Struktur, unter der Bindegewebshülle eine dicke Längs-, dann eine Ringmuskulatur, mit einzelnen Radiärmuskeln, eine dicke Drüsenlage in Wülsten subcutan unter dem inneren Epithel, darin wohl eine Besonderheit (s. o.).

Allerdings finde ich bei einer kleineren javanischen Form die Drüsenschicht außen, wie bei den Vitrinen.

Die Pfeilpapille, mit der die Drüse in die Scheide mündet, trägt eine anfangs weiche conchinöse Spitze, die ihr breit aufsitzt und sich zum Cylinder verjüngt. Nachher lagert sich Kalk auf, von dem Collinge zwei Lagen verschiedener Struktur unterscheiden will. Wesentlich ist die Lage der Öffnung bald an der Spitze, als runder Porus oder schlitzförmig, bald unterhalb. Die Spitze kann pfeilförmig abgesetzt und verbreitert sein, der Querschnitt des Pfeils kann sich abflachen. In der inneren Conchinschicht sieht man dieselben vereinzelten Zellen, wie in dem Dolch der Oncidien, mit deren Pfeildrüse, von Kalk abgesehen, die Entwicklung des ganzen Organs durchaus parallel geht.

Fig. 181.



Microparmarion javanicus. Genitalenden. Daneben der Liebespfeil. *f.ov* Oviduct. *p* Penis. *rm* Retractoren. *rs* Bursa copulatrix. *v* Vestibulum. *s* Atrium genitale. *vd* Samenleiter. *vg* Vagina. Nach Collinge.

Bei der australischen *Parmacochlea* und *Parmella* von der Lord Howe-Insel mündet die Bursa mit schlankem Gang ins kurze Atrium, sonst sitzt sie ungestielt weiter oben am Oviduct, also mit Vaginabildung, zum mindesten ist der kurze Bursagang muskulös geschwollen. Jene beiden zeichnen sich durch ein schlauchförmiges Flagellum am Beginn des Epiphallus aus, neben dem Penisretractor folgt ein kurzes Cöcum. Nur der letztere Blindsack scheint bei denen mit Pfeildrüse vorhanden unter wechselnder Form. Ähnliche Differenzen zeigen sich im Penis. Bei *Parmacochlea* ist er ein enger Schlauch, der allmählich an- und abschwillt und, durch einen Lymphraum geschieden, in einem äußeren Cylinder steckt, oben mündet der Epiphallus mit kurzer, durchbohrter Glans. Bei *Parmarion* ist der Penis ein einfacher, innen mit Reiz- oder Haftpapillen besetzter Schlauch, der ohne Glans in den Epiphallus übergeht. *Microparmarion* schließt sich wieder an *Parmacochlea* an. Die Spermatophore, bei *Parmacochlea* cylindrisch und nackt, mit langem, gezähntem Endfaden, wird bei der *Parmarion*-Gruppe mehr spindelförmig, einerseits ausgezogen und ist in charakteristischer Weise mit komplizierten Dornen besetzt (XXXIV 10), die in Quervertiefungen des Epiphallus (XXXIV 11) gebildet werden.

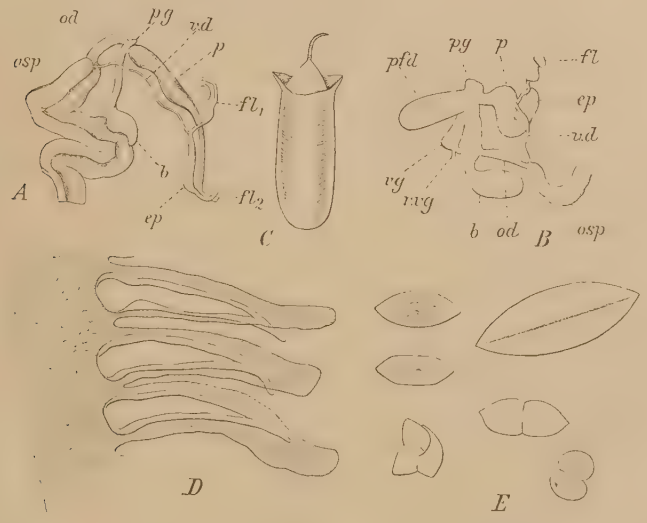
Charakteristisch ist das außerordentlich lang aufgewundene Vas deferens von *Parmacochlea*, in dem sich wohl ein altertümlicher Zug erhalten hat. *Girasia* hat nach Collinge am Übergang des Samenleiters in den cylindrischen Epiphallus ein dickes Flagellum, das sich spiral aufwindet. Bei *Paraparmarion* ist dafür ein plumper, länglicher, an der Spitze ebenfalls spiralig gekrümmter Sack vorhanden mit ungewöhnlich dicker Drüsenwand; ein Lumen steht durch ein sehr enges Rohr mit dem des Epiphallus in Verbindung. Daß sich die Gattung auch an *Mariaella-Tennentia* anreihen läßt, wurde oben erwähnt.

Man kommt wohl zu dem Schluß, daß diese Gruppe, der altertümlichsten eine, etwa in zwei Unterfamilien zu zerlegen ist, je nach dem Besitz oder Mangel der Pfeildrüse, da sich damit eine Reihe weiterer Differenzen verbindet. Doch fehlt es nicht an Übergängen.

ζ. *Helicarion.*

Die große Gattung, deren Subgenera *Africarion* Godwin-Austen, *Zonitarion* Pfeffer nach Thiele (Reise des Herzogs Adolf Friedrich zu

Fig. 182.



Geschlechtsorgane von *Helicarion*. *A* Endwege eines *H.* von Madagaskar. *B* Endwege, *C* Pfeildrüse eines *H.* von Kamerun. *D* Drei Papillen aus dem Penis von *H. incertus*. *E* Kalkconcremente verschiedener Arten von *H.* *b* Bursa copulatrix. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum. *od* Oviduct. *osp* Sperm-oviduct. *p* Penis. *pfd* Pfeildrüse. *p.g* Geschlechtsöffnung. *vd* Vas deferens. *vg* Vagina. *A—C* nach Simroth. *D* und *E* nach Semper.

Mecklenburg) kaum sicher stehen, zeigt einen ähnlichen Reichtum wie die Vitrinen, doch mit mancherlei Besonderheiten, die von Semper, Wiegmann, Jacobi, Pollonera und mir außer den genannten festgelegt

wurden. Zu einer weiteren Gliederung würde eine viel weitere Übersicht der Anatomie nötig sein, als sie bisher vorliegt. Die Unterschiede betreffen die An- oder Abwesenheit einer Pfeildrüse, wobei es zweifelhaft sein mag, ob eine geringe Aussackung des Atriums bereits den Rest einer solchen darstellt, wie Thiele meint, die Ausstattung des Penis mit einem oder zwei Flagellen, sowie seine innere Struktur, außer den relativen Größenverhältnissen. Bezeichnend ist wohl, daß am Aufbau der Spermatophore sich Kalkkörper in den üblichen Formen, oval, abgestumpft, oblong, Zwillingsbildungen usw. beteiligen, daß aber kein kalkiger Pfeil vorkommt.

Bei einer Form von Kamerun fehlt die Pfeildrüse, der Epiphallus hat zwei cylindrische Schläuche nach der Art von *Dendrolimax*. Eine madagassische Art dagegen hat eine Pfeildrüse, deren Papille durch eine hohle, gekrümmte Conchinspitze ausmündet wie bei *Vitrina brevis*. Der Epiphallus hat nur ein proximales Flagellum mit angeschwollenem Blindende, der Penis ist ein Schlauch mit inneren Längswülsten, der in einer äußeren Muskelscheide steckt, mit einem Lymphraum dazwischen. Auch daß sich das untere Prostataende vom Spermoviduct löst, verdient Erwähnung. Der Oviduct und kurze Bursagang dickwandig, jener mit Quer-, dieser mit Längsfalten. (Simroth, Lissopode Nacktschnecken. In Völtzkows Reisewerk.)

Anders stellen sich die nördlichsten Formen von Japan nach Jacobi. Die Pfeildrüse fehlt. Der Samenleiter erweitert sich plötzlich zum kurzen Epiphallus, wobei er einen winzigen Kalksack als ein schlankes Flagellulum aufnimmt. Am Retractoransatz knickt der Epiphallus unter 180° zusammen und erweitert sich nach kurzem Verlauf zum Penis. Dabei wird aber die Unterscheidung zwischen Penis und Epiphallus, die äußerlich scharf ausgesprochen erscheint, illusorisch durch die innere Struktur. Denn der große Schlauch bis zum Kalksäckchen ist dicht mit Papillen ausgekleidet, die sich zu Prismen zusammendrängen. Sie bestehen aus einem kubischen Epithel, das einen Chondroidkern überzieht. Ähnlich sind die malaiischen Formen, die Wiegmann beschreibt. Doch hat der Penis unten eine Muskelscheide, innen dagegen zwei Längswülste, mit eichelförmigen Papillen besetzt. Oben läuft er, neben der Kalkdrüse, in einen Blindsack aus, an den der Retractor ansetzt. Auf dessen Rechnung ist er wohl zu setzen und verdient daher nicht, als Flagellum bezeichnet zu werden.

Semper endlich unterscheidet zwei Reihen, eine philippinische und eine australische. Beide entbehren der Pfeildrüse, beide haben einen kurzen Kalksack. Die australischen haben keine Reizpapillen im Penis, die philippinischen dagegen entsprechen mehr den malaiischen, indem sie auf zwei Längswülsten Papillen führen. Diese unterscheiden sich aber von den beschriebenen. Denn unterhalb des Epithels liegt ein hohler Conchinhaken mit körnigem Inhalt. Semper kam nicht zur Klarheit

darüber, ob die Spitze, die durch das Epithel zu brechen scheint, von einem Kanal durchsetzt ist.

Aus Sempers zahlreichen Figuren lassen sich noch mancherlei kleine Abweichungen herauslesen. Namentlich fallen bei *Helicarion ceratodes* (1000 IV 11) die Umrisse der Bursa und ihres Ganges auf. Die Bursa mündet zunächst mit engem Gange in einen weiten, der dem Genitalporus ansitzt; an letzterem fällt auf, daß er sich über die Insertion des eigentlichen, engen Bursaganges in einen Blindsack verlängert. Handelt sich's um eine ähnliche sekundäre Bursa, vielleicht erst während der Copula gebildet, wie bei *Parmacella*?

Das Atrium als abgesonderter Raum scheint durchweg kurz zu sein.

Man kann wenigstens eine allgemeine Vorstellung über die Gliederung der Gattung gewinnen. Afrika beherbergt den größten Reichtum, mit und ohne Pfeildrüse und mit der verschiedensten Ausbildung des Penis. Die asiatischen Formen haben die Pfeildrüse verloren und den Penis vereinfacht, dafür aber verschiedene Ausstattung mit Conchinpapillen gewonnen. Eine Glans fehlt durchweg.

4. *Hyalina* und *Zonites* (Textfig. 183. XXXIV 16 und 17).

Die Verhältnisse liegen einfach, denn Pfeildrüse und Flagellum fehlen oder sind doch höchstens angedeutet. Im einzelnen gibt es jedoch Unterschiede genug, welche eine Stufenfolge wahrnehmen lassen. Moss wies bei englischen Hyalinen eine ziemliche Variationsbreite nach, ebenso bei *Hyalina glabra* geringe Differenzen gegenüber der deutschen Form. Wichtiger ist die Bestätigung früherer Angaben, daß bei *H. nitidula*, d. h. einem Vertreter der Sektion *Polita* mit ihren kleinen Arten, der Epiphallus auch nicht einmal angedeutet wird. Leider fehlt der weitere Nachweis, ob dieser Mangel mit der abnehmenden Größe zusammenhängt und damit auch der Sektion *Vitrea* eigen ist. Semper untersuchte neben unserem *Zonites verticillus* den nearktischen *Z. lucubratus*. Nalepas vermeintliche Korrekturen von Sicards Angaben für *Zonites algirus* beruhen auf dem Irrtum, daß er glaubte, dieselbe Art vor sich zu haben an Stelle des *Z. verticillus*. Die Diskussion ergab wichtige Vertiefung. Mit einigen Angaben von Hesse*) und mir erhalten wir etwa folgende Übersicht:

Der Spermoviduct ist durchweg gut geschlossen und teilt sich erst weit unten nahe dem Atrium.

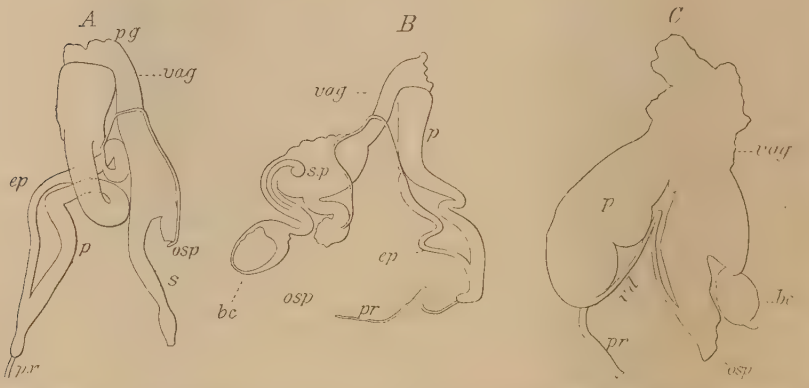
Hyalina (*Polita*): dem Atrium sitzt einerseits eine kurze dicke Vagina mit kurzgestielter Bursa an. Das Vas deferens tritt ohne Erweiterung in das obere Ende des kurzen Penis ein neben dem Retractor.

Hyalina (*Euhyalina*). Die Vagina hat einen dicken Besatz orangeroter Drüsen (die Moss bei *Polita* offenbar vernachlässigt hat). Die Drüsen

*) P. Hesse, Anatomie von *Hyalinia Kobelti* Lindholm. Abhandlungen d. Senckenberg. naturf. Ges. XXXII. 1910.

sah ich bei *H. miguelina* als dicken Ring an der Vagina, wo der schmale Bursagang eintritt. Bei *H. atlantica* treten sie dagegen auf den erweiterten Bursagang selbst über. Die distale Hälfte schwillt durchweg zum Epiphallus an, der — je nach den Arten — bald neben dem Retractor apical in den Penis übergeht, bald nahe der Mitte des Penis, so daß ein oberer Penisblindsack übrig bleibt. Bei *H. Kobelti* scheinen nach Hesses Zeichnung die Drüsen sowohl als Ring an der Vagina als auch am Bursagang selbst zu sitzen. Der Epiphallus mündet neben dem Retractor in das keulenförmige obere Ende des Penis, dessen Cöcum seitlich heraustritt. Die Spermatophore hat etwa die Gestalt der von *Arion*

Fig. 183.



Genitalenwege von *Hyalina*. *A* und *B H. glabra*, nach verschiedenen Exemplaren. *C H. nitidula*. *bc* Bursa copulatrix. *ep* Epiphallus. *osp* Unteres Ende des Spermoviducts. *p* Penis. *pg* Genitalöffnung. *pr* Penisretractor. *sp* Spermatophore. *vag* Vagina. Nach Moss.

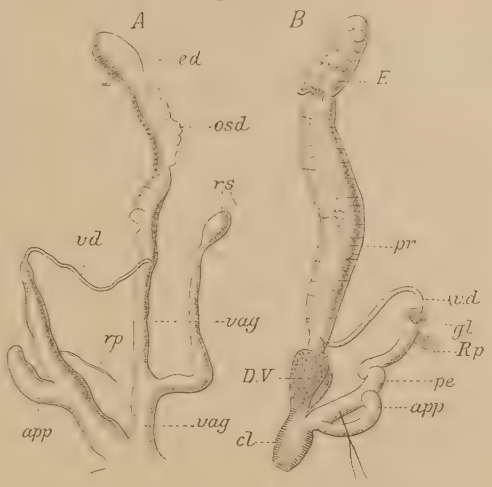
empiricorum, doch anscheinend ohne gezähnte Crista. Leider ist die Struktur des Penis unbekannt.

Zonites. Neuere Beschreibungen stammen von Semper, Sicard, Nalepa, Collinge. Die Arten unterscheiden sich durch die wechselnde Länge des Bursaganges. Bei dem kleinasiatischen *Z. Rollei* verlängert sich die Bursa in einen langen Blindzipfel, der wohl die Abspaltung vom Genitalschlauch andeutet (nach Collinge). Der Penis ist innen mit Reizpapillen ausgestattet, meist dornen-, bei *Z. verticillus* walzenförmig. *Z. Rollei* hat ein kurzes Flagellum als Penisblindsack. Die Papillen bestehen unter dem Epithel aus Chondroidgewebe, das jedoch dem amerikanischen *Z. lucubratus* noch fehlt. Der Drüsenkranz sitzt, mit schmaler einseitiger Unterbrechung, an der Vagina. *Z. algirus* würde viele Drüsenfollikel zu einem langen Ausführgang vereinigen. *Z. verticillus* hat die Follikel radiär gestellt, so daß sie einzeln die Wand durchbrechen. Sie treten auch auf den Bursagang über. Es sind Tubuli, mit Becherzellen

ausgekleidet. Die allgemeinen Verhältnisse stimmen mit denen von *Hyalina* überein.

Eben veröffentlicht Pilsbry*) eine Studie über zwei Genera nordamerikanischer Zonitiden, die Fischer als Subgenera von Zonites betrachtet haben würde, *Omphalina* und *Mesomphix*; zu *Omphalina* würde der *Zonites lucubratus* gehören. Der wichtigste Unterschied in den Genitalien wird darin gefunden, daß bei *Omphalina* der Penisretractor am oberen Ende des Penis anfaßt, während bei *Mesomphix* ein Blindschlauch darüber hinausragt, der als Penisdrüse bezeichnet wird; es ist ein Flagellum. Doch halten die Unterschiede nicht recht Stand, insofern als der Epiphallus sich bei *Omphalina* bald in das obere Ende des Penis öffnet, bald weit darunter, so daß der Penis dann ebenfalls als Blindschlauch erscheint. Eine Entscheidung über die Natur der Anhänge ist ohne Kenntnis der inneren Skulptur kaum möglich. Die Differenzen dürfen wohl um so weniger betont werden, als auch der Schalenunterschied zwischen beiden Gattungen, der auf einen glatten oder gerippten embryonalen Apex hinausläuft, keineswegs durchgreifend ist. Es mag also der Hinweis genügen, daß manche von den amerikanischen Zonites-Arten ein Flagellum haben.

Fig. 184.



Conulus. Genitalapparat (ohne Gonade). *A C. tener. B C. fulvus. app* Appendix des Penis (Pfeildrüse). *cl* Atrium genitale. *D.V* Drüsenabschnitt der Vagina. *E* und *ed* Eiweißdrüse. *gl* Glans des Penis. *osd* Spermoviduct. *pe* Penis. *pr* Prostata. *R.p* und *rp* Penisretractor. *vag* Vagina. *vd* Vas deferens.
A nach Jacobi. *B* nach v. Ihering.

Conulus.

Von der kleinen Form sind 3 Arten untersucht, der brasilianische *C. semen lini* und der europäische *C. fulvus* durch v. Ihering, der japanische *C. tener* durch Jacobi. Die Unterschiede sind nicht unbeträchtlich. Gemeinsam ist ihnen ein cylindrischer Anhang unten am Penis, den ich für die Pfeildrüse halte, gemeinsam ebenso der Mangel der übrigen Anhangsorgane und anscheinend des Epiphallus.

*) H. A. Pilsbry, Notes on the Anatomy and Classification of the Genera Omphalina and Mesomphix. Proceed. Ac. nat. Sc. Philadelphia LXIII, 1911.

Der Penisretractor faßt allerdings unterhalb des Eintritts des Samenleiters in verschiedener Höhe an, daher vielleicht der obere Teil des Schlauches eine Spermatophore bilden könnte. Nach Ihering ist der kurze Oviduct dickdrüsig, ähnlich wie bei den Hyalinen, und daraus soll sich eben eine Bursa abgliedern. Bei *Conulus semen lini* soll sie noch fehlen, so gut wie bei vielen anderen Zonitiden. Jacobi findet dagegen einen langen glatten Eileiter, eine ebenso drüsenlose Vagina und eine langgestielte Bursa copulatrix.

5. Tropische Zonitiden, vorwiegend aus dem Ostpolgebiet.

Der große Rest von südostasiatischen Zonitiden läßt sich vielleicht in zwei Gruppen einteilen, je nach dem Besitz oder Mangel einer Pfeildrüse. Wenigstens scheinen die Autoren so weit übereinzustimmen, daß sie die Genera entsprechend eng umgrenzen, d. h. auch durch andere Merkmale getrennt finden. Die Pfeildrüse soll nach Pfeffer den afrikanischen Naniniden fehlen.

α) Ohne weibliche Anhangsdrüse.

Hierher wohl das Gros der Naniniden.

Rhysota. Macroceras.

Die allgemeinen Umrisse würden für einfache Limaxverhältnisse genommen werden können, mit wechselnder Länge des Penis und Bursaganges, ohne alle Anhänge. Doch ergibt sich ein Epiphallus, und nach Wiegmann wird das Gleichmaß des Penis nur äußerlich vorgetäuscht. In Wahrheit ist er kurz mit durchbohrter Glans. Der Epiphallus steckt mit seiner distalen Hälfte in einer äußeren Muskelscheide zusammen mit dem Penisretractor, so daß er scheinbar kurz ist, in Wirklichkeit aber innerhalb der Hülle bis zur Glans hinunterzieht. Zu dem kurzen Penis steht der lange Bursagang, dessen untere Hälfte von der oberen durch ihre glatten Muskelwände scharf unterschieden ist, im Mißverhältnis, bei den Semperschen Arten gleicht sich's mehr aus. — *Macroceras* ist eine Ausgabe im Kleinen.

Dendrotrochus,

von Pilsbry als Untergattung zu *Papuina* und damit zu den Heliciden gestellt (s. o.). Nach Wiegmann ähnlich, doch durchweg gedrungen, Penis, Epiphallus und Bursagang kurz. Dem Penis fehlt die Glans, freilich nach einem unreifen Stück.

Eurypus.

Ähnlich, doch mit ganz langem, zusammengedrehtem Penis und langem Epiphallus, der mit einem Kalksäckchen beginnt.

Rotula (XXXV 8).

Erinnert an *Dendrolimax*. Der Penis von mäßiger Länge und schlank, der Epiphallus sehr lang und schlank, mit zwei Blindschläuchen, am Anfang und in der Mitte; an letzterem faßt der Penisretractor an. Der erstere kann durch ein einfaches, rundliches Kalksäckchen vertreten sein. Spermatophore kurz cylindrisch, aber mit sehr langen Endfaden, dieser mit gesägter Crista, die sich spiralig aufwindet und zuletzt einen aufgeworfenen Rand bildet.

Trochomorpha (XXXV 3 und 4).

Die vielfach, z. B. von Semper und Wiegmann zu den Heliciden gestellte Gattung läßt an den einfachen Umrissen der Genitalien kaum eine weitere Trennung in Subgenera (*Videna* und *Nigritella*) zu, wenigstens würde dazu der etwas schärfere Absatz der Bursa von ihrem Gang schwerlich genügen, so wenig wie die beträchtlichen Differenzen in der Länge von Epiphallus und Bursagang. Wiegmann aber gibt Genaueres; zwar die Längsfalten im kurzen Atrium, die sich beim Eingang in die Vagina etwas erhöhen, durch die Wulstbildung eine Art Klappe bilden, nachher feiner und drüsig werden u. dergl. m., gehören zu den allgemeinen Reliefbildungen. In der Erweiterung des Penisschlauches aber scheinen verschiedene Modifikationen vorzukommen, eine bohnenförmige, nicht durchbohrte Glans, mit Chondroid- und Muskelgewebe im Innern, vielleicht eine Art Stimulationsorgan — oder eine wohl durchbohrte Glans, auf welche die Zickzackfalten der Scheidenwand übergreifen — oder endlich eine Glans, die von einer Wulstfalte umfaßt wird, wie der Penis der *Phyllocaulier* unter den Vaginuliden. Wiegmann weist hier, wie bei verwandten, auch die kleine Befruchtungstasche nach.

Die Zwitterdrüse zerfällt etwa in $^1/_2$ Dutzend Lappen mit getrennten Gängen, die an einem Punkte zusammentreffen, um den Zwittergang zu bilden. Das Relief des Epiphallus, mit dichten Querfurchen, in denen sich je drei, in Längslinien geordnete Gruben finden, läßt auf eine dichte Bedornung des Epiphallus schließen.

β) Unsichere Stellung in bezug auf die Pfeildrüse.

Microcystis (XXXV 1 und 2).

Die beiden auf ihre Genitalien von Semper genauer untersuchten Arten sind so verschieden, daß man sie schwerlich zusammenlassen kann. Doch läßt sich eine Trennung kaum durchführen, da vivipare und eierlegende Formen geographisch offenbar von den Philippinen bis über die Südseeinseln durcheinander gehen.

Bei der viviparen *M. myops*, die drei bis sechs Embryonen im Uterus zu enthalten pflegt, gibt es kaum einen Spermoviduct, sondern der Uterus und der dicht und zweizeilig mit langen Prostataschläuchen besetzte Samenleiter sind in ganzer Länge getrennt, und die Endwege bleiben

ganz einfach, vorausgesetzt, daß Sempers Zeichnung korrekt ist (s. u.). *M. succinea*, die Eier legt, hat den normalen Spermoviduct und am cylindrischen Penis ein Flagellum, das aber so weit und lang wie die Rute selbst ist und mehr den Eindruck einer auf den Penis verschobenen Pfeildrüse macht. Es sitzt etwa oberhalb des zweiten Drittels der Penislänge, am letzten faßt der Retractor an, dann folgt unter starker Umbiegung ein kurzer Epiphallus. Die Bursa sitzt, kurzgestielt, unten am Oviduct, nahe dem Atrium. Ein Vergleich der beiden Semperschen Figuren macht es nun wahrscheinlich, daß bei *M. myops* die Bursa fehlt, da der Anhang weiter unten am Penis sitzt, und daß dieser glatt und kontinuierlich in den Epiphallus übergeht.

Unter dieser Annahme passen die Arten recht wohl zusammen, entsprechend der äußeren Übereinstimmung der kleinen Schnecken. Wiewohl sich Sempers Umrißzeichnungen überall als sehr zuverlässig erweisen, bleibt doch näheres abzuwarten.

γ) Mit Pfeildrüse.

Unklarheiten in der Literatur scheinen von der verschiedenen Lagerung der Pfeildrüse herzurühren. Bei der ersten Form scheint sie auf den Penis übergetreten zu sein, bei den übrigen ihre normale Lage am Atrium behalten zu haben.

Martensia (*Trochonanina*) *mossambicensis* (XXXV 5).

Von Sempers Beschreibung hat die Schilderung des Penis besonderes Interesse, da alles Übrige normal und einfach ist. Mit einem Kalksäckchen beginnt der lange Epiphallus; nachher folgt ein längeres Flagellum neben dem Retractor, der an einem kurzen Cöcum anfaßt (wohl eine Folge der Retractorwirkung); endlich die Penisscheide selbst, mit einer löffelförmigen Glans und mit Reizpapillen in ihrer Wand. Neben der Glans mündet eine dicke acinöse Drüse, — also ein besonderer Reichtum von Anhangsorganen. Die Drüse kann ich nur für die auf die Penisscheide übertragene, d. h. in die entsprechende Nische des Atriums geratene Pfeildrüse halten. —

Von den Ostpolgattungen läßt sich nach den Beschreibungen von Wiegmann und Semper, denen weniger klare von Godwin-Austen angereiht werden können, etwa folgende Reihe aufstellen:

Euplecta, *Xesta*, *Macrochlamys*, *Hemiplecta*, *Medyla*, *Everettia* (XXXV 6 und 7), *Dyakia*, *Ariophanta*.

Alle haben die Pfeildrüse, auf die wir sogleich zurückkommen, am Atrium. *Euplecta* hat die Bursa sitzend oben an der Vagina. Der kurze Epiphallus beginnt mit dem Kalksack, dazu kommt ein Penisblindsack oder Flagellum, an dem der Retractor anfaßt. Der Penis ist lang cylindrisch oder mit kugliger Anschwellung, ohne Reizpapillen. *Xesta* ähnlich, doch kann die Bursa auch lang gestielt sein, so wie der kleine

Kalksack bei manchen durch einen Schlauch vertreten ist, ebenso bei *Macrochlamys*. Von einer *Xesta*-Spezies gibt Wiegmann eine durchbohrte Glans an, dazu zwei kleine Anschwellungen an der Basis des Flagellums innerhalb der Wand, wohl Kalkfilter wie bei den Urocycliden. *Hemiplecta* hat wieder den Kalksack; das unreife Stück zeigte Wiegmann, wie gewöhnlich, ein langes Atrium, das sich nachher verkürzt, indem es sich zu den verschiedenen Nischen ausweitet. Von *H. humphreysiana* beschreibt Collinge zwei Formen, die sich kaum in dieselbe Gattung stellen lassen, geschweige denn in dieselbe Art. Bei der einen ist die Pfeildrüse von enormer Größe, ein starker Epiphallus beginnt oben mit einer als Kalksack gedeuteten Verdickung, das distale Ende verlängert sich über das obere Ende des Penis hinaus zu einem Divertikel, der lange Penis ist in der oberen Hälfte fast so schlank wie der Samenleiter, in der unteren hat er einen vielfachen Durchmesser. Die andere Form hat eine mäßige Pfeildrüse. Am Übergang des Samenleiters in den Epiphallus sitzt ein gestieltes Kalksäckchen und ein kurzes Cöcum, der Epiphallus ist mit dem schlanken Penis kontinuierlich. Wie sind die Formen zu unterscheiden? — *Medyla* hat unten am Penis eine kurze äußere Muskelscheide, oben ein kurzes Cöcum und langes Flagellum, nach Wiegmann ohne Kalk. *Everettia* hat einige Besonderheiten nach demselben Autor. Überraschend ist die Angabe, daß die kurze Aussackung des Atriums, die mit einem Ligament normaliter am Uterus haftet und als Bursa gelten muß, keulenförmige Drüsenzellen in der Wand hat. Der Oviduct mit Längsfalten, unten drüsig. Der Penis ohne Anhänge und ohne Glans, unten mit Längsfalten, oben, d. h. im Epiphallus, unregelmäßig gerunzelt. Auch *Dyakia* hat keine Penisanhänge, so wenig wie *Ariophanta*, bei der die Bursa entweder sitzend oben an der Vagina befestigt ist oder mit langem Gange mündet. Die Pfeildrüse beginnt nun als ein Cylinder und endet in der Reihe mit der Auflösung in viele getrennte Drüsen. Ihre Scheide bleibt immer erhalten, die Papille ist anfangs rein fleischig, mit Einlagerung von Chondroidgewebe, bei *Macrochlamys* hat sie ein Conchinrohr, mit der Mündung unterhalb der Spitze. Die äußerste Lage ist homogen, dann kommt nach innen Chondroidgewebe und Einlagerung von Kalk. Schließlich entsteht ein echter kalkiger, durchbohrter Dolch. Die Umwandlung der Drüse beruht auf ihrem Aufbau. Innen liegt um den Gang Ringmuskulatur. Zu äußerst liegen unter der Tunica propria die einzelligen Drüsen, deren Hälse gruppenweise nach dem Gang durchbrechen. Die Gruppen sind durch Längsmuskeln getrennt. Je weiter nach hinten, um so deutlicher entstehen zwischen dem Gang und der Ringmuskellage Alveolen, die zunächst das Secret von den Drüsenhalsgruppen aufnehmen. Das führt schließlich zur Sonderung der einzelnen Gruppen; und so ist das Ende, daß eine größere Menge gesonderter Drüsen in die Papille mündet. Die einzelnen Drüsen lockern sich und erscheinen bald schlauchartig, bald acinös.

Hier liegt wohl eine Parallelentwicklung zu den Vaginuliden in bezug auf die Pfeildrüse und den durchbohrten Pfeil. Die Struktur der kurzen Bursa von *Everettia* läßt diese als eine Neuerwerbung innerhalb der Gruppe erscheinen, ähnlich wie bei *Microcystis myops*, deren Viviparität innerhalb der Naniniden oder Zonitiden vereinzelt darzustehen scheint. Ein proximaler Schlauch am Penis ist wohl verschieden zu deuten, je nachdem an seinem Blindende oder an seiner Basis der Penisretractor anfaßt. Im ersteren Falle ist er (wohl immer) eine einfache Ausstülpung oder Erweiterung der Penisscheide ohne besondere Funktion, im zweiten eine Drüse, die zum Epiphallus gehört und bei der Spermatophorenbildung beteiligt ist.

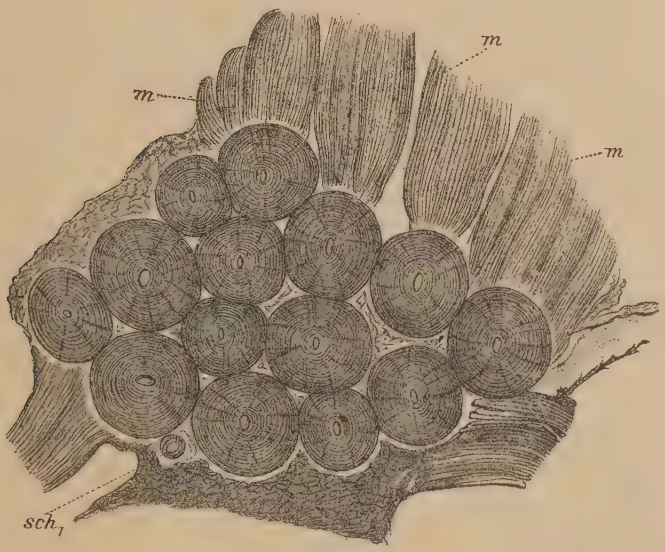
6. *Ostracolethe* (XXVIII 16—18).

Als eine der merkwürdigsten Formen altertümlichsten Gepräges mag hier die hinterindische Schnecke eingeschoben werden. Wollte man die Synonymie mit der gleichzeitig beschriebenen *Myotesta* Collinge gelten lassen, so wäre es nicht schwer, nach dessen Abbildung die Gattung an der einen oder anderen Stelle unterzubringen, nicht aber, wenn man gerade das Organ dazu nimmt, das Collinge nicht beschrieben hat, und von dem auch ich an dem vereinzelten Exemplare leider nur eine unvollständige Schilderung geben konnte.

Aus der kugligen Zwitterdrüse führt ein wenig geschlängelter Zwittergang zu einer verhältnismäßig sehr großen Befruchtungstasche. Die Eiweißdrüse ist voll entwickelt. Der Spermoviduct, anfangs gestreckt, knäuelt sich nachher auf, er ist lang und dick. Nach der Trennung nimmt der Oviduct gleich den schmalen Gang der länglichen Bursa auf, wo die Innenwand eine polygonale Felderung zeigt. Die Felder sind polsterartig verdickt. Die weite Vagina führt zu einem kurzen Atrium. Das Vas deferens verschmilzt, nachdem es sich bereits gelöst, nochmals mit der Vagina, wenigstens legt sich's nochmals an und läßt seine Umrisse undeutlich werden. Nachher schwillt es zum Epiphallus an, der, wieder verjüngt, in den Penis übergeht, unter Drehung von 180°. Hier sitzen aber noch zwei kleinere Blindsäcke, Flagellen von derselben Keulenform wie der Epiphallus selbst, nur kleiner, wie solche auch von Collinge für *Myotesta* angegeben werden. An der Umbiegungsstelle faßt der Penisretractor an, oder eigentlich zwei, ein kurzer und ein langer. Der Penis ist ein dicker, etwas gewundener Cylinder, wie es scheint, ein innerer Muskelschlauch in weiterer Hülle. Die untere Hälfte scheint ein einfach cylindrischer Schlauch bis zum Atrium zu sein. Unmittelbar über dem unteren Ende entspringt ein Verbindungsstrang nach dem oberen Teil der Vagina. Es schien ein Rohr zu sein, wie es öfters vorkommt (z. B. bei *Zonitoides* s. o.). Soweit weichen die Verhältnisse von den bekannten nicht allzusehr ab. Nun kommt aber dazu ein merkwürdiges Organ, das neben der Wiedervereinigungsstelle des Samenleiters mit der Vagina

liegt. Es besteht aus 14 flachen Scheiben mit je einem centralen Spalt. Sie sind von annähernd gleicher Größe und bestehen im wesentlichen aus Ringmuskulatur. Dazu kommt eine ganz kleine Scheibe mit etwas schwacher, mehr spiralig angeordneter Muskulatur. Die Scheiben, annähernd in einer Ebene angeordnet, liegen auf der Innenseite der rechten Körperwand und sind durch dicke Muskelstränge mit der Vagina verbunden. Das machte es unmöglich, den zarten Verbindungsgang, der offenbar von Scheibe zu Scheibe geht, zu verfolgen. Die großen Scheiben zeigten einige Radiärstreifen, wohl von eingefügten Strahlenmuskeln.

Fig. 185.



Ostracolethe. Das in einzelne Muskelscheiben zerlegte Vas deferens. *m* Muskeln von der Vagina. sch_1 die kleinste Scheibe, in welche der Samenleiter zunächst einzutreten scheint. Nach Simroth.

Soviel sich beurteilen ließ, hängt das Ganze mit dem Vas deferens zusammen, da wo dessen Konturen undeutlich wurden. Die Scheiben machten ganz den Eindruck, als wenn man eine Muskelspindel, wie sie am Samenleiter der Arioniden vorkommt, in eine Anzahl von Querschnitten zerlegt hätte. Und das dürfte wohl auch die Lösung sein. Der Grund scheint in dem einen Falle so dunkel wie im andern. Die Neigung zur Vervielfältigung bei *Ostracolethe* drückt sich vielleicht auch in der Vermehrung des Epiphallus aus. Jedenfalls liegt hier eine der allerrätselhaftesten Strukturen vor, für die es bisher an Anknüpfung fehlt, wenigstens an unmittelbarer. Vielleicht kann man als physiologische Parallele die Anheftung des Oviducts in einer Kreisschlinge (XXVII 4)

bei einer Oncidiide heranziehen. Bei *Ostracolethe* würde ein gleicher Prozeß eine besondere muskulöse Strecke des Samenleiters ergriffen haben. *Prophysaon* hat vielleicht den Anfang gemacht zu ähnlicher Bildung, indem die Muskelspindel des Epiphallus sich in zwei gespalten hat von verschiedener Größe (XXX 9). Die große müßte sich allerdings noch 13 mal teilen, um *Ostracolethe* zu erreichen. Außer der zweifelhaften *Myotesta* Coll. erinnert die ganze Form des Tieres mit dem wunderlichen Mantel an *Cystopelta* von australisch-tasmanischen Hochgebirgen. Doch fand Hedley bei ihr gar keine Schale, und seine Beschreibung von den Genitalien deutet in keiner Weise eine ähnliche Komplikation an.

7. Achatiniden, Pupiden, Clausiliiden.

Soviel ich alle Achatinen, *Bulimus*, Pupiden, *Stenogyra*, Cionellen, Clausilien, Eucalodien u. dergl. nach der Literatur beurteilen kann, lassen sie sich schwerlich trennen, der Schnitt müßte denn, wie so oft, durch die einzelnen Familien hindurchgehen. Gemeinsam ist allen der zusammenhängende Spermoviduct und, entsprechend der gestreckten Schale, die Schlankheit der Endwege, meist sind Penis und Bursagang sehr lang und cylindrisch, weniger das Atrium.

Anhangsorgane sind zunächst oft ein Flagellum und ein Divertikel am Bursagang, das nach oben in den Spermoviduct münden kann als Canalis receptaculo-uterinus; viel wichtiger ist dagegen die sporadisch auftretende lange Appendix an der unteren Hälfte des Penis, wie sie gewöhnlich bezeichnet wird. Ich halte sie für die Pfeildrüse. Unsicher ist es, wieweit ein Epiphallus vorkommt, da nur wenig Spermatophoren beschrieben sind. Doch erlauben wohl die vorhandenen Beschreibungen durch Kombination mit den Spermatophoren, ihn allgemein anzunehmen. Harte Reizorgane treten zurück. Außer dem diaphragmatischen Retractor kann ein Zweig vom Spindelmuskel herantreten. Eine Befruchtungstasche ist vielfach angegeben. Ovoviviparität ist häufig.

Cionella (*Cochlicopa*) *lubrica* (Textfig. 186 *A* und *B*).

Der älteren Beschreibung von Iherings steht eine neue von Steenberg*) gegenüber. Beide sind ziemlich verschieden, lassen sich aber auf das gleiche Schema zurückführen. Der erstere zeichnet die Teile viel gedrungener und übersieht das Divertikel des Bursaganges. An ein kurzes Atrium schließt sich ein langer Penis, oben mit langem Flagellum, der Samenleiter bildet einen schlanken Epiphallus. Die Bursa schlank mit langem Gang und dieser mit langem Divertikel als Rest früherer Verbindung mit dem Spermoviduct. Am Atrium ein Retractor. Keine Pfeildrüse. v. Ihering fand im Bursagang eine Spermatophore, die er für einen Reizkörper hielt. Sie ist cylindrisch ohne Endfaden. Sowohl der

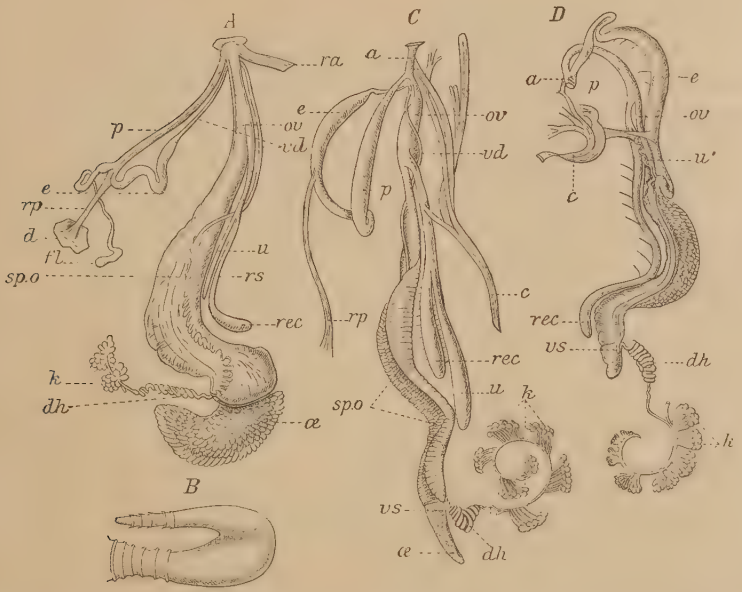
*) C. M. Steenberg. Danmarks Fauna. Landsnegle. Kopenhagen 1911.

stumpfe Kopf wie das zugespitzte Hinterende ist von Kränzen einfacher Dornen umgeben.

Clausiliiden (Textfig. 186 *C* und *D*).

Zwei genaue Zeichnungen stammen wieder von Steenberg, dazu zahlreiche ältere von A. Schmidt, Wiegmann, Jacobi u. a. Noch mehr als bei *Cochlicopa* tritt der Zerfall der Zwitterdrüse in Gruppen von

Fig. 186.



Geschlechtsorgane von *Cochlicopa* und *Clausilia*. *A Cochlicopa lubrica*. *B* Spermatophore derselben. *C Clausilia laminata*. *D Cl. plicatula*. *a* Atrium genitale. *c* Spindelmuskel mit einem Zweig zu den Genitalien. *d* Stück vom Diaphragma. *dh* Zwittergang. *e* Epiphallus. *fl* Flagellum. *k* Zwitterdrüse. *œ* Eiweißdrüse. *ov* Oviduct. *p* Penis. *rec* Bursa copulatrix. *rp* Penisretractor. *sp.o* Spermoviduct. *u* Divertikel des Bursaganges. *u'* dasselbe als Verbindungsgang zum Spermoviduct. *vd* Vas deferens. *vs* Befruchtungstasche.
A, *C*, *D* nach Steenberg. *B* nach v. Ihering.

länglichen Follikeln hervor, die in nahezu gleichmäßigen Abständen in den Zwittergang münden. Der knäuelt sich unten stark auf. Die Endwege sind besonders schlank. Die Pfeildrüse fehlt durchweg. Der Samenleiter bildet einen Epiphallus, der sich proximal wieder zuspitzt. Der Penis ist von verschiedener Länge, mit oder ohne Flagellum. Die kuglige Bursa sitzt immer an einem langen Gange. Dieser bildet drei Modifikationen, entweder bleibt er einfach, oder er hat ein langgestrecktes Divertikel, oder endlich — vermutlich der Rest des ursprünglichen Verhaltens — das Divertikel wird zum Canalis receptaculo-uterinus, der

unter geschlängeltem Verlaufe in das untere Ende des Uterus einmündet. Die Prostata ist reich entwickelt. Der Penisretractor ist entweder diaphragmatisch, oder er kommt vom Spindelmuskel, der ebenso den Bursagang mit einem Zweige versorgen kann. Ich verzichte darauf, die Verteilung der einzelnen Kombinationen auf die Sektionen der großen Gruppen zu untersuchen. Die Unterlagen würden schwerlich genügen. Viviparität fehlt bekanntlich nicht.

Achatina (XXXV 9 und 10).

Hier mögen Sempers und Wiegmanns Angaben ausreichen. Die Follikel der Zwitterdrüse vereinigen sich zu einem kompakten Organ, indem die Ausführgänge gleichzeitig in den Zwittergang münden. Die Endorgane sind sehr einfach. Die Bursa mit kürzerem Gang sitzt hoch oben, so daß eine lange Scheide entsteht. Das Atrium ist minimal. Der gleichmäßig und auffällig dicke, lange Samenleiter bildet eine Schlinge, indem er die lange Muskelscheide des Penis in mittlerer Höhe durchsetzt und oben wieder verläßt, um von neuem einzutreten und sie als schwach geschwollener Penisschlauch zu durchlaufen. Eine Glans fehlt. Vagina und Bursagang setzen unten mit wenigen kräftigen Längsfalten ein, die nach oben sich vermehren, niedriger und unregelmäßiger werden, ebenso der Penis. Der Penisretractor kommt vom Spindelmuskel. Im Grunde genommen ist der männliche Gang ein langer Schlauch von gleichmäßigem Kaliber, der unten von einer Muskelscheide umfaßt wird, eine der einfachsten Konstruktionen eines Copulationsorganes schlechthin. Hier fehlt wohl Epiphallus und Spermatophore; wenigstens glich der Körper, den Wiegmann zur Not als solchen deuten konnte, mehr einem länglichen Schleimpfropf. Jedenfalls scheint die Abgrenzung eines Epiphallus durch nichts gerechtfertigt. Abweichend ist in der engeren Gruppe höchstens *Cochlitoma*, insofern als sie nach Pilsbry einen kurzen plumpen Penis hat ohne Muskelscheide und ohne die Schleife des Samenleiters. Es liegt nahe, bei *Achatina* an Selbstbefruchtung zu denken, da die Ausstülpung bei der Copula sich schwer vorstellen läßt und Begattung meines Wissens nicht beschrieben ist trotz der Größe. Viviparität wird gemeldet. Ganz neuerdings erst beschreibt Robson*) den Fall, daß zwei Arten von *Limicolaria, L. Smithi* und eine noch unbenannte Spezies, die lebend nach England kamen, lebendige Junge gebaren; und zwar enthielt die neue Art entwickelte Embryonen mit bereits etwas gefärbter Schale frei ohne Eihülle im Uterus, *L. Smithi* dagegen hatte im Uterus neben einzelnen Jungen noch hartschalige Eier. Die Embryonen staken in einer dünnen elastischen Eihülle, die durch eine Art Chalaze mit der Mundregion zusammenhing. Die Hülle oder Eischale war aber überall durchbohrt außer über der Schale; die kalkschaligen Eier waren angebohrt

*) G. C. Robson. On a case of presumed viviparity in Limicolaria. Proceed. malac. soc. London X. 1912. S. 32.

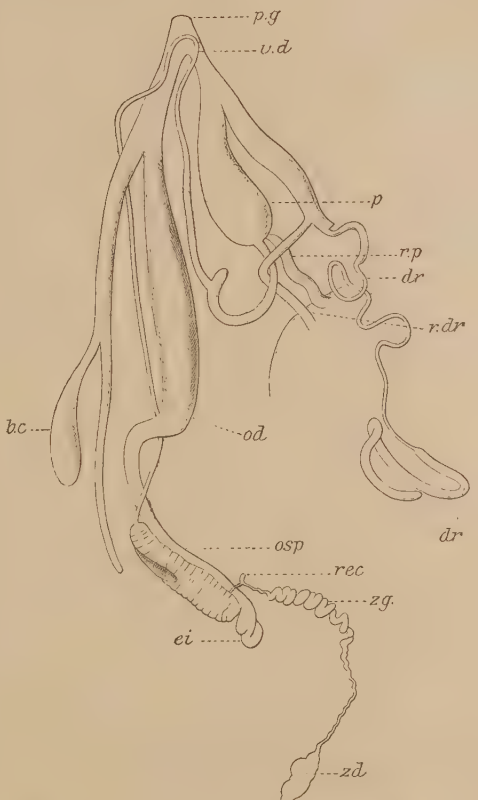
und ihres Inhalts beraubt. Robson nimmt daher an, daß die neue Spezies regelmäßig vivipar ist, während *L. Smithi* erst unter dem Einfluß der veränderten Bedingungen vivipar geworden zu sein scheine. In diesem Falle wären die Embryonen zu Kannibalen geworden auf Kosten ihrer Geschwistereier ähnlich wie bei vielen Prosobranchien, nur daß sie nicht mit ihnen in dieselbe Kapsel eingeschlossen wurden.

Soweit sich den Beschreibungen von Strebel und Pfeffer entnehmen läßt, gleichen die Genitalien der neotropischen gestreckten Formen, wie *Holospira*, *Epirobia*, *Coelocentrum* in ihren Umrissen ganz denen einfachster Clausilien, d. h. ohne Flagellum und ohne Divertikel am Bursagang.

Buliminus.

Das Wesentliche ist das Auftreten einer langen Appendix, die ich als Pfeildrüse nehme, bei vielen Gruppen, z. B. bei den deutschen Arten, bei *Medea* vom Kaukasus, *Pachnodus* von den Seychellen, *Caryodes* von den Hawaiis. Bei anderen fehlt sie. Sieht man von ihr ab, so sind die Verhältnisse denen der Clausilien sehr ähnlich, Penis mit kurzem oder langem Flagellum, Bursagang mit oder ohne Divertikel. Er bleibt im allgemeinen lang, ganz kurz wird er bei *Pachnodus*. Der Epiphallus beginnt meist mit einem kurzen Divertikel. Es mag genügen, auf Textfig. 187 von *Medea Raddei* hinzuweisen. Man sieht noch, wie das Divertikel des Bursaganges dem Spermoviduct eng anlag. Die Pfeildrüse, etwa in der Form wie bei den Oncidien, ist auf das untere Ende des Penis übergetreten, während sie bei *Pachnodus* nach

Fig. 187.



Geschlechtsorgane von *Buliminus* (*Medea*) *Raddei*. *b.c* Bursa copulatrix. *dr* Pfeildrüse. *ei* Eiweißdrüse. *od* Oviduct. *osp* Spermoviduct. *p* Penis. *p.g* Geschlechtsöffnung. *r.dr* Pfeildrüsenretractor. *rec* Befruchtungstasche. *r.p* Penisretractor. *vd* Samenleiter. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang. Original.

Wiegmann noch unmittelbar in das kurze Atrium mündet. Pfeildrüse und Penis erhalten je einen Retractor vom Diaphragma. Eigentümlich ist Sempers Schilderung von *Caryodes*, der von Hedley und Pilsbry zu den Heliciden s. l. (*Macroogona*) gestellt wird. Hier war die Drüse offenbar zu einem kurzen Schlauch kontrahiert, aus dem eine ganz lange, fadenförmige Papille frei heraushing. Der mit einem Retractor versehene Drüsensack war dicht gefurcht, mit unregelmäßigen Platten von kohlensaurem Kalk in den Furchen. Die Papille, die im Hintergrunde festsaß, hatte ein sternförmiges Lumen, mit dickem Secret erfüllt, darum ein Ringmuskel, z. T. spiralig geordnet, außen Epithelpapillen. Das ist ganz die Schilderung einer Pfeilpapille, die das Secret der Enddrüse, die in Sempers Figur deutlich hervortritt, nach außen befördert. Leider fehlen Beobachtungen von der Copula der einheimischen Formen, die vermutlich einen ähnlichen Gebrauch zeigen.

Abnormität.

Rouzaud beschrieb von *Buliminus detritus* und einigen anderen Formen die Verdoppelung des Penis, doch so, daß sie keine besondere Öffnung nach außen hatten.

Pupiden.

Was von Pupen bekannt geworden ist, zeigt die gleichen Differenzen; nur das Divertikel am Bursagang scheint durchweg zu fehlen, *Lauria cylindracea* hat die Pfeildrüse und das Flagellum am Penis nach Moquin-Tandon, *Pupa frumentum* und *cinerea* haben nach A. Schmidt die erstere verloren, das Flagellum behalten, *Vertigo pygmaea* hat nach Moquin-Tandon auch dieses eingebüßt, dazu ist der Bursagang etwas verkürzt und die Vagina verlängert. *Cerion* hat nach Pilsbry keine Pfeildrüse, wohl aber ein Divertikel am Bursagang und ein sehr langes Vas deferens bei kurzem Penis. Hierher gehört nach den Genitalien zweifellos die westindische Gruppe der teleophallogonen Heliciden *Thysanophora*, *Sagda*, *Zaphysema*, zum mindesten die beiden letzten, von denen die Anatomie bekannt ist. Ich habe sie, da wenig darauf ankommt, bei den Heliciden gelassen (s. u.).

Stenogyra (*Rumina*), *Glessula*, *Subulina*, *Opeas*.

Hier schließen sich die Stenogyriden insofern an, als sie durchweg nach den Bildern von Semper, A. Schmidt, Pilsbry und Strebel der Pfeildrüse entbehren und den Bursagang verkürzen. Der Penis ist bald lang — *Subulina* —, bald ziemlich kurz — *Rumina decollata*. Der Epiphallus ist nur unsicher angedeutet. Auffallend ist der männliche Apparat von *Glessula*: der Penis ist proximal geschwollen und enthält außer Längswülsten eine starke Glans. Dazu hat er ein Flagellum, das einen einseitigen Besatz von tubulösen Drüsen trägt. Viviparität scheint vorzuwiegen.

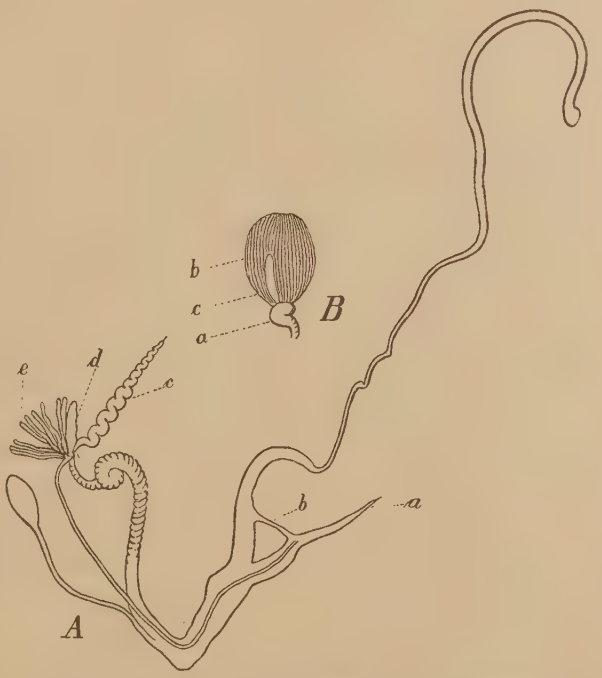
Begattung.

Clausilien und Pupen vollziehen die Copula, indem sie nebeneinander parallel liegen; bei einer portugiesischen Stenogyride, die ich nicht bestimmte, sah ich dagegen die gleiche Vereinigung wie bei *Ericia* s. *Cyclostoma*, d. h. die Tiere hingen zusammen, indem die Schalen in entgegengesetzter Richtung in einer Linie lagen; die Mündungen paßten so genau aufeinander, daß von den Tieren nichts zu sehen war.

Partula und *Achatinella*.

Die vivipare *Partula* unterscheidet sich nach Semper von *Achatinella* wiederum durch Vereinfachung, alle Anhänge fehlen, die Bursa bleibt kurz, der Penis ist lang röhrenförmig. *Achatinella* hat einen langen Bursagang und vor allem die typische lange Pfeildrüse am kurzen Atrium. Sehr auffällig ist die Kürze des Spermoviducts, die Semper verleitet, den ganzen Komplex von Spermoviduct und Eiweißdrüse als Prostata zu bezeichnen. Pfeffer hat die Sache aufgeklärt. Es kommt in der Tat kein Spermoviduct zustande, neben der Eiweißdrüse sitzt gleich die in viele Schläuche aufgelöste Prostata. Vom Oberrande des Penis geht ein Muskel herüber zur Pfeildrüsenscheide.

Fig. 188.



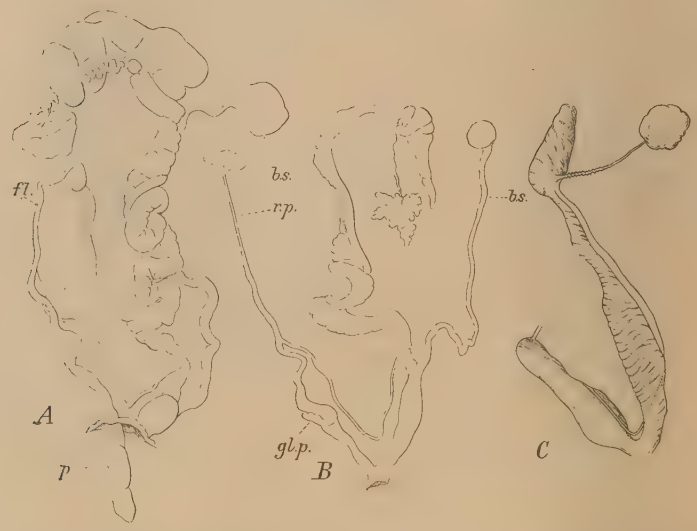
Genitalorgane von *Achatinella vulpina*. *A* vollständig, ohne Zwitterdrüse. *a* Penisretractor. *b* Querbrücke zwischen beiden Penisästen, d. h. vom Penis zur Pfeildrüse. *c* Zwittergang. *d* Eiweißdrüse. *e* einzelne Schläuche der Prostata (die übrigen sind entfernt). *B* Ohne Wegnahme von Prostataschläuchen. *a* oberes Ende der Spermaoviducts. *b* Prostata. *c* Eiweißdrüse. Nach G. Pfeffer.

Bulimus. Bulimulus, Orthalicus usw. (Textfig. 189 *A* und *B*).

Nach den Genitalien würden sich hier auch alle die gestrecktschaligen großen Südamerikaner anreihen, gleichgültig, wo sie die moderne Syste-

matik unter Berücksichtigung anderer Merkmale z. T. unterbringt. Sie zeichnen sich alle durch den Mangel des Flagellums und der Pfeildrüse aus, ebenso fehlt die Glans und die Ausstattung mit erhärteten Reizorganen. Penis und Bursagang sind lang. Allerdings muß die Deutung etwas anders genommen werden, als Strebel und Semper wollen. Denn zu deren Zeit war noch von keinem Epiphallus die Rede. Dieser nimmt den größeren Teil des als Penis bezeichneten Schlauchs ein und greift namentlich bei *Borus* noch ein gutes Stück auf den Samenleiter über, d. h. der Penisretractor inseriert sich an der Knickstelle eines zusammengeklappten Epiphallus. In manchen Fällen scheint ein Epiphallusteil noch

Fig. 189.



Geschlechtsorgane von *A Bulimus* (*Dryptus*) *blainvilleanus*, *B Orthalicus undatus*, *C Placostylus Bolonsi*. *b.s* Bursa copulatrix. *fl* Flagellum. *gl.p* Penisdrüse (Pfeildrüse?). *p* Penis. *r.p* Penisretractor. *A* und *B* nach Semper. *C* nach Suter.

als Penisblindsack in den Retractor hineinzureichen. Für die Deutung sprechen sowohl die Zeichnung Strebels von dem dichten inneren Relief dieses Teiles, als die lange cylindrische, in einen groben Faden ausgezogene Spermatophore, als das Septum, welches den Abschluß gegen den eigentlichen Penis bedingt. Der ist kurz und beginnt bei einigen mit einer kleinen seitlichen Aussackung, die beide Autoren als Penisdrüse bezeichnen. Von einer rudimendären Pfeildrüse ist schwerlich zu reden, vielmehr dürfte sich bloß bei der Ausstülpung eine Glans ergeben, denn die Innenwände des kurzen Penis enthalten nur Längsfalten. In dieser Weise würde ich die Genitalien deuten von *Bulimus* (*Plectostylus*), *Otostomus* (*Liostracus*), *Orthalicus* und *Bulimulus*.

Anders nach Semper *Dryptus blainvilleanus*, denn der hat neben einem sehr langen Bursagang ein entsprechend langes Flagellum und eine derbe, durchbohrte Glans im Penis. Für *Orthalicus* geben sowohl Semper wie Strebel eine Penisdrüse an, aber doch nur als minimale Aussackung, deren Natur wohl erst festzustellen ist.

Für *Bulimus ovatus* macht Plate eine wichtige Bemerkung. „Wo Penis und Vagina an der Genitalöffnung zusammenstoßen, verwächst auch das Vas deferens mit diesen beiden Organen und mit der Haut so vollständig, daß es nicht mehr frei zutage liegt. Es spricht sich hierin eine Reminiszenz an jenes frühere Stadium aus, wo der mittlere Abschnitt des Vas deferens in der Haut verborgen liegt."

Strebel und Pfeffer weisen eine meist schmale und lange Befruchtungstasche nach.

Placostylus (Textfig. 189 *C*).

Semper stellt den *Pl. elobatus* von den Fidji-Inseln einfach als Sektion von *Otostomus* in die eben besprochene Gruppe, trotzdem Albers die Gattung bereits von den Südamerikanern entfernt. Die Übereinstimmung liegt auch lediglich in den negativen Merkmalen, insofern Flagellum und Pfeildrüse fehlen. Die positiven Unterschiede sind stark genug: Ein kurzer keulenförmiger Penis, eine kurze Vagina und eine kurzgestielte Bursa. Von einem Epiphallus kann keine Rede sein. Sehr auffallend ist da der Befund von Suter an seinem neuseeländischen *Pl. Bollonsi.* Hier fehlt bei gleicher allgemeiner Konfiguration die Bursa ganz, und zwar gleichmäßig bei 4 Exemplaren (Textfig. 189 C). Auf den Unterschied, daß bei dieser Art der Zwittergang einfach gestreckt verläuft, bei Sempers Art aber sich unten dick aufknäuelt, wird man kein Gewicht legen. Zu Suters Angabe stimmt auch eine Abbildung von Pilsbry.

Amphidromus (XXXV 11—14).

Die Abbildungen von Semper, Jacobi, Wiegmann und Collinge zeigen genügende Übereinstimmung. Höchstens würde die von *A. contrarius,* welche Semper gibt, durch das Fehlen des Epiphallus auffallen. Doch ist darauf um so weniger Gewicht zu legen, als der Samenleiter nur unvollständig gezeichnet wurde. Alle haben einen langen Spermoviduct, einen langen, in der unteren Hälfte erweiterten Bursagang, einen ziemlich kurzen Penis, der sich mit dem rechten Ommatophoren kreuzt, und einen cylindrischen Epiphallus mit einen Flagellum am oberen Ende, das sich aufrollen kann, wiewohl die morphologische Trennung des aufgerollten verjüngten Blindendes vom dickeren Schlauch, die Collinge Flagellum und Appendix unterscheiden läßt, wohl keine Berechtigung hat. Die Penisscheide hat regelmäßig verteilte zahlreiche Längswülste, ähnlich die Vagina, wo sie durch feine Querfalten verbunden werden. Der Epi-

phallus springt mit einer kurzen, konischen, durchbohrten Glans in die Penisscheide vor. Die Glans zeigt nach Jacobi ein unregelmäßiges, sternförmiges Lumen, einen äußeren Längsmuskelcylinder und innere Längsmuskelbündel in den vorspringenden Wülsten; beide sind durch einen Cylinder locker verfilzter Ringmuskeln getrennt. Der Cutis ist in unregelmäßigen Körnern von verschiedenem Durchmesser Kalk eingelagert. Ein Fragment der Spermatophore trägt den gezähnten Längskamm. Jacobi betont noch manche Einzelheiten. Die acht Längswülste der Penisscheide sind so derb, daß sie am ausgestülpten Organ als Reizapparate wirken mögen. Der Bau ist der gleiche, wie im äußeren Integument, mit Becherzellen und mit Chromatophoren in den Furchen. Der untere weite Teil des Bursaganges setzt sich so plötzlich von dem engen oberen ab, daß eine Aussackung entsteht, die man für den Rest eines Divertikels halten könnte.

Übersicht.

Im großen und ganzen zeigen alle diese Formen mit gestreckter bis turmförmiger Schale eine gewisse Ähnlichkeit. Ausnahmen bilden Fälle mit verkürztem Penis, mit durchbohrter Glans oder mit Drüsenbesatz am Flagellum. Davon abgesehen, sind die Endwege gestreckt und einfach, mit oder ohne Divertikel am Bursagang, mit oder ohne Flagellum und namentlich mit oder ohne Pfeildrüse. Wo sie vorhanden ist, tritt sie stets in der Form des ursprünglichen langen Schlauches auf, dessen Blindende, die eigentliche Drüse, nur wenig verdickt ist. Bezeichnend ist, daß die Pfeildrüse nicht auf bestimmte Gruppen verteilt ist, sondern daß jede Familie, in der sie vorkommt, auch Glieder enthält ohne sie. Auffallend ist dabei, daß die Glieder der westlichen Hemisphäre sie durchweg zu entbehren scheinen, wobei nur die bisher zu den Heliciden gestellte Antillengruppe *Sagda—Zaphysema* eine Ausnahme macht. Rätselhaft scheint noch der Gebrauch des Penis der Achatinen mit dem weiten Samenleiter, der nach Durchbrechung der starken Muskelscheide eine Schleife bildet. Viviparität ist häufig.

8. *Helicidae s. l.*

Den großen Rest der holopoden aulaco- oder odontognathen Gehäuseschnecken einschließlich der Endodontiden hat Pilsbry, in Übereinstimmung mit Iherings Prinzipien, mit ungewöhnlicher Energie systematisch bewältigt, indem er in erster Linie den Geschlechtsapparat zum Einteilungsgrund nahm, da der Kiefer, bisweilen fast rein oxygnath, versagte. Man mag über die Haltbarkeit des Systems verschiedener Meinung sein; hier, wo es sich um den Geschlechtsapparat handelt, haben wir ihm in erster Linie zu folgen. An die Endodontiden würden sich die niedrigststehenden Heliciden anschließen, von denen einige, *Caryodes* z. B., bereits in der vorigen Gruppe Beachtung gefunden haben. Wenn man nun auch

neuerdings den Begriff der Heliciden auf Pilsbrys höchststehende Gruppe mit Pfeilsack und fingerförmigen oder Schleimdrüsen am Oviduct einengt, so scheint doch seine Einteilung im großen und ganzen anerkannt, aber vielleicht mehr aus Rücksicht auf die Natürlichkeit der übrigen Merkmale, als der, auf welche die Bezeichnungen basiert sind. Von dem Standpunkte aus, der hier vertreten wird, ist es in erster Linie zu bedauern, daß Pilsbrys System vom einfachsten bis zum komplizierten fortschreitet, so zwar, daß alle Anhangsorgane als selbständige Neuerwerbungen erscheinen, die innerhalb der einzelnen Abteilungen entstanden. Das erschwert die Deutung wesentlich, und es bleibt wohl nichts übrig, als die Umrechnung der Homologien zu versuchen. Dabei ist es im höchsten Grade mißlich, daß wir gerade über die kleinen Formen im einzelnen Aufbau, Strukturen, Epiphallus u. dergl. in keiner Weise unterrichtet sind, da sich doch vermutlich unter gleichen Umrissen häufig wesentliche Verschiedenheiten verbergen. Hier steckt die Malacologie noch in den Kinderschuhen. Wie mir scheint, darf Pilsbrys Schlußfolgerung vom Einfachen zum Komplizierten nur innerhalb enger Grenzen, nicht aber auf das Ganze angewendet werden, daher der Stammbaum nach meiner Auffassung wesentlich anders ausfallen müßte. Dabei folge ich aber nur einem Prinzip, das auch Pilsbry anerkennt und im einzelnen oft anwendet, nämlich der Beachtung von Reduktionsvorgängen, die wahrscheinlich eine weit größere Bedeutung haben, als wir bis jetzt ahnen. Auf die biologische Begründung kommen wir später.

Schon die Abgrenzung der Endodontiden als *Haplogona* führt Pilsbry selber nicht durch, hauptsächlich weil *Pararhytida* mit Epiphallus, kugeligem Anhang im unteren Penisabschnitt usw. sich nicht fügen will. Sehen wir wenigstens die Charakterisierung der 5 Helicidengruppen nach den Genitalien an!

1. *Protogona* s. *Polygyrinae.*

Genitalien einfach. Penis lang, ohne Flagellum und Epiphallus. Ohne Pfeilsack und Schleimdrüsen. Ohne Divertikel am Bursagang. Eier klein und zahlreich.

2. *Macroogona* s. *Acavinae.*

Genitalien ebenso, doch bisweilen oben an der Vagina ein Blindsack oder eine Appendicula. Eier oder Embryonen bei der Geburt groß, die ersteren hartschalig.

3. *Teleophallogona* s. *Sagdinae* (auf die Antillenregion s. l. beschränkt).

Penis mit Epiphallus, Flagellum und mit einer komplizierten, flagellenartigen Appendix oder Penisdrüse. Oviduct ohne Pfeilsack und sonstige Anhänge. Vivipar oder mit kalkschaligen Eiern.

4. *Epiphallogona* s. *Camaenina.*

Penis mit Epiphallus und Flagellum, die bisweilen reduziert werden; ebenso ist die Appendix klein oder fehlend. Oviduct ohne accessorische Anhänge. Eier klein oder doch von mäßiger Größe.

5. *Belogona* s. *Helicinae.*

Penis mit Epiphallus und Flagellum, das selten fehlt. Oviduct mit Pfeilsack und Schleimdrüsen, der lange Bursagang oft mit Divertikel. Eier klein. Reductionen kommen vor.

Weitere Unterabteilungen auf Grund der Genitalien betreffen hauptsächlich die vierte und fünfte Gruppe. In der vierten tritt *Obba* durch die Struktur ihrer Penisdrüse aus dem Verband der übrigen heraus. Die *Belogona* werden nach der Beschaffenheit der Schleimdrüsen, je nachdem sie acinös erweitert oder röhrenförmig sind, in *Belogona euadenia* und *Belogona siphonadenia* geschieden. Gegen die Trennung der letzteren als unwesentlich hat v. Ihering erst neuerdings sich gewendet, da nicht immer von solcher Gegensätzlichkeit die Rede sein könne. Ich brauche wohl nur auf die asiatischen Zonitiden mit Pfeildrüse (s. o.) zu verweisen, bei denen ausgesprochene Übergänge zwischen röhrenförmigen und gelappten Anhangsdrüsen vorkommen.

Es ist wohl das Einfachste, Pilsbrys Darstellung mit einigen Bemerkungen zu folgen.

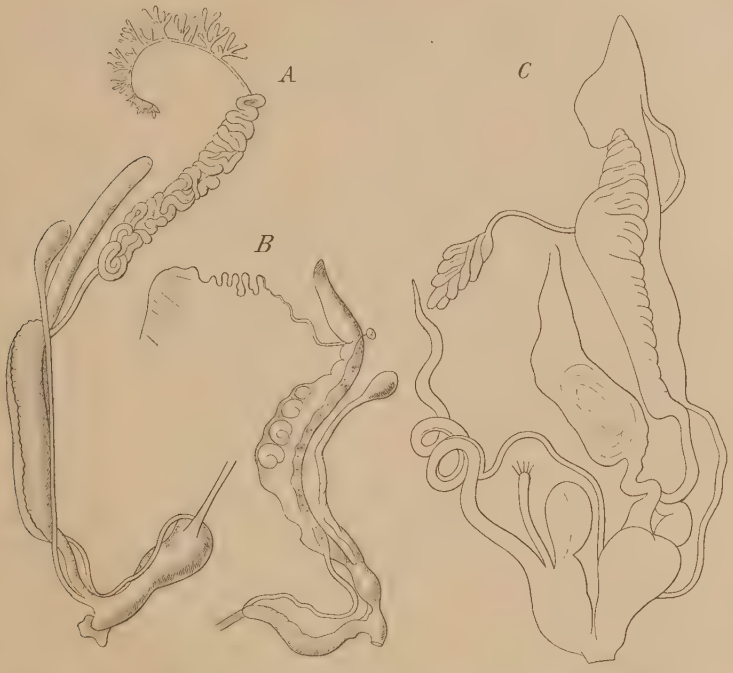
α) Endodontiden (*Haplogona*) (Textfig. 190).

Die Endodontiden können nur zum größeren Teile als haplogon bezeichnet werden, denn *Pararhytida* hat nach der Abbildung von Fischer allerlei Komplicationen. Es wird eine kräftige Vagina gebildet, der kurze plumpe Penis trägt einen langen Epiphallus, der sich blind zuspitzt, denn der Samenleiter setzt weit unterhalb der Spitze ein. Doch mag das Blindende trotz der Länge besser nicht als Flagellum abgegrenzt werden, weil es mit dem Epiphallus kontinuierlich ist. Der Penis trägt neben dem Retractor einen ovalen Blindsack, der wohl als Pfeildrüse zu gelten hat, so weit der einfache Contur ein Urteil erlaubt. Dem langen Epiphallus entspricht eine lange Spermatophore, beiderseits zugespitzt, ohne Endfaden, anscheinend auch ohne Crista. Bei den übrigen (*Pyramidula*, *Patula*) fällt der Zerfall der Zwitterdrüse in viele Tubuli auf, die sich einzeln oder in Gruppen auf eine lange Strecke am Zwittergang verteilen, in den sie sämtlich von einer Seite einmünden. Der Zwittergang knäuelt sich sehr stark auf. Eine Befruchtungstasche ist beobachtet. Bursa mit langem Gang. Der Samenleiter mündet neben dem Retractor apical in den cylindrischen Penis. In der Tat geben die Abbildungen keinen Anhalt, Epiphallus und Spermatophore zu vermuten.

Manche sind vivipar, und da ist es von großem Interesse, daß von den nearktischen *Patula*-Arten die östlichen Eier legen, während die von

den trocknen Rocky mountains mit ebenso seltenen wie unregelmäßigen Regenfällen Junge gebären, 4—6 Stück sitzen im Uterus, von unten nach oben an Größe abnehmend, wie bei *Paludina*.

Fig. 190.



Geschlechtswerkzeuge von *A Pyramidula alternata*, *B Pyramidula strigosa*, *C Pararhytida dictyodes*.
A und *B* nach Pilsbry. *C* nach P. Fischer, aus Pilsbry (Tryon).

β) *Protogona* (Textfig. 191).

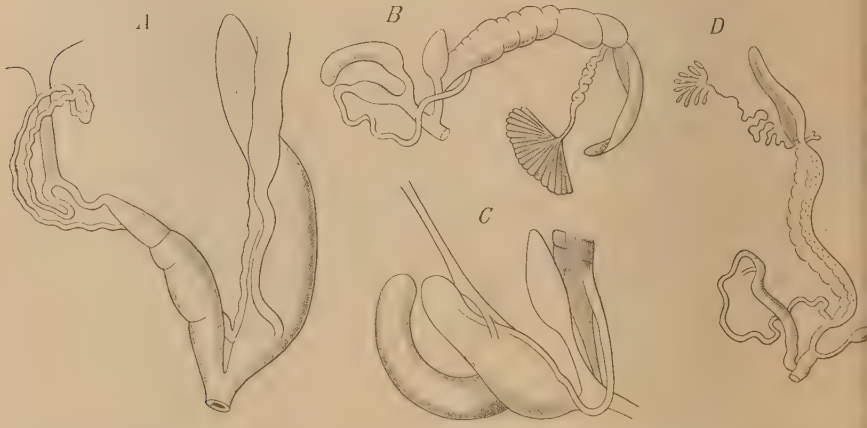
Die südafrikanische *Dorcasia* mit langer Vagina, langem Bursagang und kurzem Peniscoecum mag etwa der Definition genügen. Die central- und westamerikanischen Formen aber, *Praticolella* und *Polygyra*, enthalten nach den spärlichen Abbildungen mehr Ausnahmen als typische Genitalien. Der oberste Teil des Penis ist meist abgesetzt und scheint einen Epiphallus zu bilden, der auch noch über die Insertion des Retractors hinaus auf den Samenleiter übergreifen dürfte. Bei *Polygyra albolabris* ist wohl nur der unterste Teil mit einigen Längswülsten ausstülpbar, der Hauptteil des ‚Penis' jedoch mit dichter Wandskulptur dürfte eine Spermatophore bilden. *Praticolella ampla* aber trägt nach Strebel und Pfeffer unten am Penis einen großen, cylindrischen Blindsack mit mehreren derben Längswülsten. Die verengerte Mündung verbietet die Deutung, als wäre es eine einfache Ausstülpung des Atriums; ich möchte

ihn als eine Pfeildrüse ansprechen, die nach Art einer Clitoristasche umgebildet ist wie bei vielen Parmacellen. Die Befruchtungstasche zeigt 5 kleine Aussackungen.

γ) *Macroogona* (Textfig. 192).

Die großen kugeligen oder mehr gestreckten Formen, zu welch letzteren im Südosten *Caryodes* und *Panda*, wahrscheinlich aber auch Südamerikaner gehören, passen bei genauerer Kritik wenig zum Schema, wonach alle Anhänge, einschließlich des Epiphallus fehlen sollen. Die

Fig. 191.



Geschlechtswerkzeuge von *A Polygyra albolabris*, *B* und *C Praticolella ocampi*, *D Polygyra tridentata*. *A* nach Pilsbry. *B* und *C* nach Strebel und Pfeffer. *D* nach Binney. Aus Pilsbry (Tryon).

Deutung ist nach den Bildern, die Pilsbry zusammengestellt hat, schwierig, die Beschränkung auf den Osten und Westen der südlichen Erdhälfte deutet auf weitgehende Umbildung.

Stylodon (Textfig. 192 *B*),

vivipar mit sehr großem Embryo, hat einen langen Bursagang und anscheinend einen kurzen Penis, dem sich ein langer Epiphallus anschließt; er endet blind zugespitzt über dem Eintritt des Samenleiters.

Helicophanta,

mit Bursagang von mittlerer Länge, scheint einen kurzen Epiphallus zu haben, der dem kurzen Penis in ganzer Länge fest angewachsen ist,

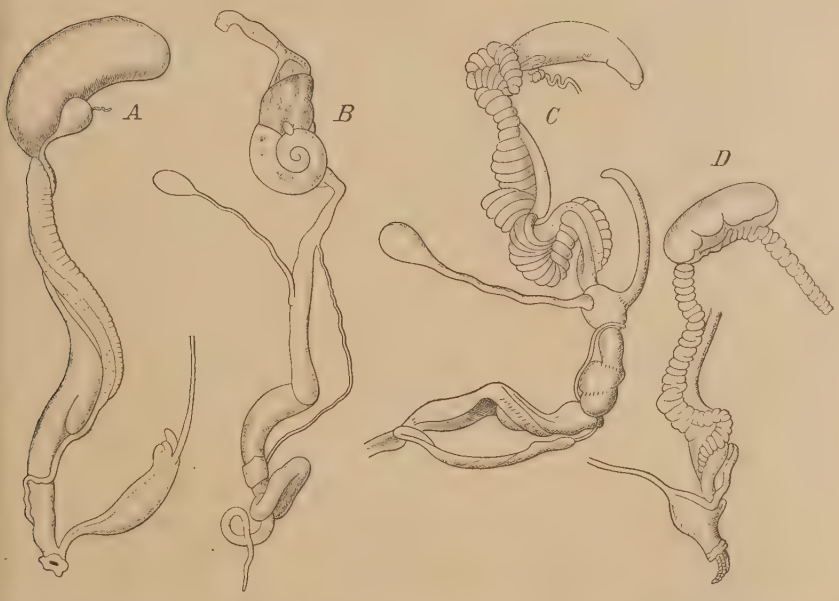
Acavus,

dessen Bursa fast ungestielt unten am Atrium sitzt, scheint in der Tat ganz einfach,

Panda (Textfig. 192 *C*) und *Pedinogyra*

stimmen völlig überein. Der Epiphallus ist scharf abgesetzt, so lang wie der cylindrische Penis; die Vagina schließt oben mit einem verdickten, vermutlich drüsigen Ring, auf dem einerseits der lange Bursagang, andererseits ein cylindrischer Schlauch einmündet, den ich als Pfeildrüse nehme, — das gleiche Bild wie bei den östlichsten Parmacellen; nach Sempers

Fig. 192.



Geschlechtswerkzeuge von *A Anoglypta launcestonensis*, *B Stylodonta studeriana*, *C Panda atomata*, *D Ampelita xystera*. *A* und *D* nach Pilsbry. *B* nach Viguier. *C* nach Hedley. Aus Pilsbry (Tryon).

Zeichnung schließt sich der Epiphallus fest an den Penis an, nach Pilsbry hat der Penis eine durchbohrte Glans von der Gestalt eines ungleichmäßigen Bechers,

Ampelita (Textfig. 192 *D*)

hat den Epiphallus mit dem kurzen Penis verwachsen oder ist längswulstig im Innern. Unten öffnet sich in ihn ein anderer Blindsack, der ebenfalls mit ihm der Länge nach verwachsen und äußerlich kaum unterscheidbar ist. Es ist wohl die Pfeildrüse, an deren Öffnung unten eine papillöse Zunge setzt, wohl die umgewandelte Pfeildrüsenpapille, allerdings nicht durchbohrt, sonst aber in den Verhältnissen an *Caryodes* erinnernd, der von Pilsbry hier angereiht wird (s. o. S. 565),

Anoglypta (Textfig. 192 *A*)

endlich, mit kurzem Peniscoecum, den Epiphallus ganz auf den Penis geheftet, hat oben an der Vagina ein kurzes Coecum, das nach unten gerichtet ist. Darüber sitzt der lange Bursagang an. Man kann wohl auch dieses Coecum nur als Pfeildrüsenrest nehmen. Doch ist Vorsicht geboten, da bisher die Umrißzeichnung nur eine mäßige Aussackung andeutet.

Hinweisen möchte ich wenigstens auf die Schwierigkeit, die sich der Ausstülpung eines Penis entgegensetzen muß, mit dem sich der Epiphallus fast in ganzer Länge verbindet, dazu unter Umständen noch die Pfeildrüse. Liegt, trotz dem Penisretractor, die Vermutung nicht nahe, daß die Copula hier zurücktritt zugunsten der Selbstbefruchtung?

δ) *Teleophallogona* (Textfig. 193).

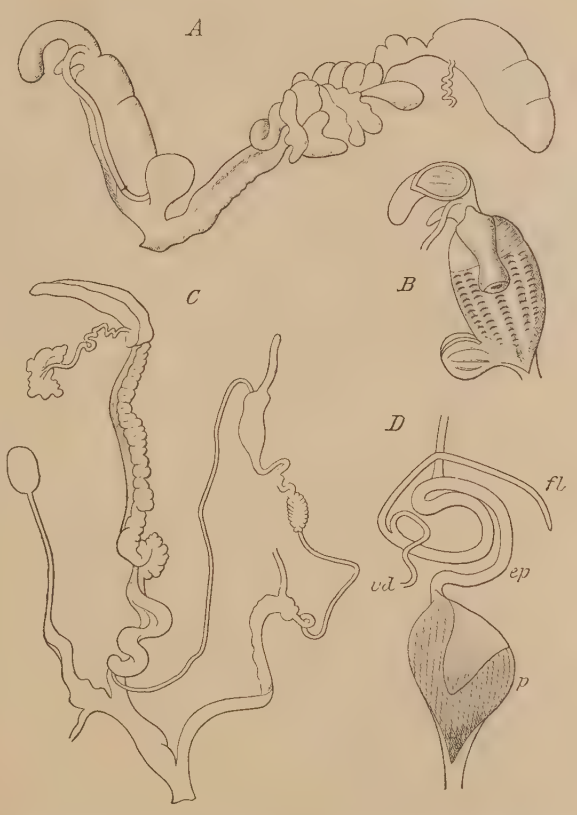
Die Antillenformen passen wohl gut zusammen, soweit bekannt. Die Bursa ist lang gestielt, der Penis setzt sich, mit deutlicher Grenzmarke, in den Epiphallus fort, der mit einem Blindzipfel endet und daneben ein langes Flagellum trägt. Wichtiger ist weiter unten am Penis eine lange Pfeildrüse, ganz in der ursprünglichen Form und Anordnung, wie bei *Bulimus* u. a.; so wenigstens bei *Sagda*, während bei *Zaphysema* der lange Schlauch sich nach dem Blindende hin zugespitzt und, was auffälliger ist, einen zweiten etwas kleineren Schlauch daneben hat, eine von den Verdopplungen, wie wir sie etwa an der Clitoristasche von *Parmacella* kennen (s. o.) Bei *Zaphysema* (mit Divertikel am Bursagange) wird der Uterus durch die Embryonen stark erweitert, auch *Sagda* ist vivipar, während *Hyalosagda*, d. h. die Untergattung mit besonders zarter Schale und daher auch mehr ans Feuchte gebunden, Eier legt, wieder einer der Fälle, wo die Abhängigkeit der Vermehrungsart von der Beschaffenheit der Umgebung deutlich wird.

Fig. 193.

A Zaphysema tenerrima. Geschlechtswerkzeuge. *B Sagda* (*Hyalosagda*) *similis.* Geschlechtsendwege mit der Pfeildrüse. Nach Pilsbry.

Nach den Genitalien hätte man die Formen zu den Pupiden zu stellen, und das dürfte wohl auch ihr richtiger Platz sein. Steht doch unter der dritten Gattung *Thysanophora* als Synonym bei Pilsbry auch *Acanthinula*, wenn auch in der Fassung von Strebel und Pfeffer für amerikanische Formen. Die europäische *Acanthinula* wird jetzt allgemeinzu den Pupiden gerechnet (s. u.). — *Caryodes* brachte vorhin eine ähnliche Beziehung (s. o.).

Fig. 194.



Geschlechtsorgane. *A* und *B Pleurodonte* (*Parthena*) *dilatata*, *B* der Penis geöffnet. *C Chloritis dinodeomorpha*. *D Chloritis Porteri* mit geöffnetem Penis. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum. *p* Penis. *vd* Samenleiter. *A*, *B* und *D* nach Pilsbry. *C* nach Tapparone-Canefri. Aus Pilsbry (Tryon).

ε) *Epiphallogona.*

Wenn Pilsbry richtig erkannt hat, daß dem Epiphallus hier für die Gliederung das Hauptgewicht zukommt, so sind bei seiner Bildung wahrscheinlich verschiedene Vorgänge maßgebend gewesen, worauf wir am Schluß zurückkommen. Es fehlt nicht an Resten einer auf den Penis übergetretenen Pfeildrüse.

Die vielen Sektionen der amerikanischen *Pleurodonte* (Textfig. 194 *A* und *B*) entsprechen dem Schema (s. o.) am besten. Der Bursagang ist meist lang, nur bei *Caracolus* vereinzelt ganz kurz. Die Vagina wechselt. Das Vas deferens schwillt etwas an, ehe es sich am Epiphallus unterhalb des Blindzipfels, der als Flagellum gilt, befestigt. Im Samenleiter wird wohl ein Spermatophorenfaden, im Epiphallus der Samenbehälter der Spermatophore gebildet. Neben dem Eintritt des Samenleiters kommt noch ein zweites kleineres Coecum vor. Bei *Parthena* sitzen die

Anhänge scheinbar unmittelbar am Penis. Aber in die Penisscheide springt eine lange Glans vor, die wohl den Hauptteil des Epiphallus enthält, die Penisscheide hat Längswülste, deren Zwischenräume in Reihen von Gruben vertieft sind. Hier hat auch der Penis unten eine rundliche Aussackung mit Längswülsten, wahrscheinlich Rest einer Pfeildrüse. Eine Entscheidung läßt sich nicht treffen, da die Einmündung des kurzen Peniscoecums nicht deutlich ist.

Von den Ostformen etwa folgendes, in der Reihenfolge von Pilsbry, mit Einschaltungen.

Camaena

mit langer Vagina, die Retractoren zum Integument schickt, und langem Bursagang hat eine Penisscheide, in welche eine lange, schief oder gerade durchbohrte Glans vorspringt, d. h. der Epiphallus; er läuft nach nach hinten in ein Flagellum aus und läßt den Samenleiter in mittlerer Höhe eintreten. Die Penisscheide zeigt dichte Längsfalten, die geschwächt auf die Glans übertreten. Wie es scheint, hat das Atrium bisweilen unten einen drüsigen Ring.

Obba

ist ähnlich, mit kurzer Penisscheide und langem Atrium. Auffallend ist eine Drüse, die spiralig am Epiphallus befestigt ist. Sie ist gefiedert, und Semper zeigte, daß der Penis ein unregelmäßig sternförmiges Lumen hat, in das kurze Drüsenschläuche einmünden. Die Entscheidung über die morphologische Bedeutung ist schwer, zumal Semper seiner Querschnittsfigur keine Erklärung beigegeben hat. Man könnte wohl daran denken, daß hier eine Pfeildrüse der Länge nach mit dem Penis der Länge verschmolzen sei; es kann sich aber auch um ähnliche sekundäre Steigerung und Neuerwerbung handeln, wie sie bei abessinischen Ackerschnecken vorkommt (s. o.).

Planispira (XXXVI 1—3)

mit mittellangem bis langem Bursagange wechselt ziemlich. Bei dem Subgenus *Cristigibba* tritt der Samenleiter in einen kurzen Penis ein ohne weitere Komplikationen. Vermutlich liegt darin eine Glans als Epiphallusrest. Sonst ist überall Penisscheide und Epiphallus scharf abgegrenzt, doch so daß der letztere entweder weiter nichts darstellt, als die allmähliche Verdickung des Vas deferens, oder aber so, daß über dem Eintritt ein Flagellum bleibt, oder endlich so, daß nach der Penisscheide ein gestreckter Epiphallus kommt, der in ein Coecum ausläuft; unterhalb davon folgt ein dünnerer Epiphallusabschnitt, der in ein Flagellum sich verlängert, und unterhalb von diesem endlich der auch noch verdickte Samenleiter. Es ist, als wenn sich verschiedene selbständige Abschnitte miteinander verbunden hätten, so daß sich jedesmal der eine vor dem Blindende des andere

in den folgenden öffnete, — der vermutliche Hergang. Der einfach schlauchförmige Epiphallus würde entstehen, wenn die Abschnitte jedesmal mit ihren Enden aufeinandertreffen. Der Epiphallus mündet stets mit einer dicken, kürzeren oder längeren Glans in die Penisscheide, alle seine Abschnitte tragen innen zierliche Wulst- und Papillenreihen, die sich endlich im Samenleiter verlieren. Zu dem allen beschreibt Wiegmann noch bei *Pl. zonalis* in der Penisscheide einen löffelförmigen Vorsprung (XXXVI 3 *st*), den er für ein Reizorgan halten möchte. Hier kann wohl nur die Ontogenie entscheiden, ob wir es mit einer in die Wand eingesenkten Pfeildrüse zu tun haben, was mir am wahrscheinlichsten vorkommt.

Chloritis zeigt namentlich nach den Abbildungen von Wiegmann und Tapparone-Canefri fast noch kompliziertere Verhältnisse. *Chl. Porteri* (Textfig. 194 *D*) ist nach Pilsbry am einfachsten. Der Bursagang lang wie bei den anderen. In der Penisscheide eine Zunge, wohl eine solide Glans. *Chl. dinodeomorpha* (Textfig. 194 *C*) mit langer Penisscheide und sehr langem Epiphallus, dünn wie der Samenleiter, nur proximal dick geschwollen und mit Flagellum, in der Mitte aber eine Stelle mit Drüsenbesatz. *Chl. argillacea* hat über der Penisscheide zunächst einen Epiphallusabschnitt mit langem Flagellum und dann den proximalen abermals mit langem erweiterten Anhang. Die Anhänge können sehr lang werden. Eigentümlich kurz sind sie dagegen bei zwei Arten des Subgenus *Sulcobasis*, die Moß und Webb beschreiben. Das obere Ende des Epiphallus verbreitert sich nach Art der Schwanzflosse eines Fisches, und gerade in der Mitte zwischen ihnen tritt der Samenleiter ein. Als was soll man die symmetrisch geordneten Blindsäcke deuten? Genauere Kenntnis wird hier noch mannigfach zu scheiden haben.

Thersites im allgemeinen einfach, ein langer Epiphallus mit oder ohne Flagellum. Der meist sehr lange Bursagang bisweilen in der unteren Hälfte stark erweitert.

Hadra, Sphaerospira, Xanthomelon, Pseudobba, Albersia, Phania zeigen nichts besonderes, der Epiphallus ist einfach, mit oder ohne Flagellum. Höchstens könnte man bei *Pseudobba* auf die lange durchbohrte Glans hinweisen, auf welche die gekräuselten Falten der Penisscheide übergreifen. *Papuina* hat Penis und Penisscheide von sehr verschiedener Länge.

Ganesella, die große östliche Gattung, welche einzelne Glieder am weitesten nordwärts nach China und Japan hinaufschiebt, hat bei aller Einfachheit doch wesentliche Verschiedenheiten. Pilsbrys Beschreibung zeigt den Penis mit feiner Längsskulptur, doch ohne Glans, Epiphallus und Flagellum. Jacobi findet außerdem noch unterhalb des Retractors eine Appendix, einen Blindsack, in den sich einmal die Skulptur der Penisscheide hinein erstreckt, der aber außerdem ein Paar besondere Längswülste hat. Sie sind mit kurzen Papillen bedeckt, das Epithel ohne

Drüsen, von gleichmäßiger Cuticula überzogen, mit Muskeln und Bindegewebe gefüllt, letzteres mit Einlagerungen von Kalk, der gierig Farbstoffe aufnimmt, (vermutlich guaninsaurer Kalk?) Die Appendix nehme ich wieder als Pfeildrüse. Man kann auf die große Ähnlichkeit mit den Genitalien von *Conulus* hinweisen, nur daß diesem das Flagellum fehlt (s. o.)

Zweifelhaft scheint die Stellung der ceylonesischen *Corilla* und der in weiterer Verbreitung südostasiatischen *Plectopylis*. *Corilla* hat einen sehr langen Samenleiter und Epiphallus, einen ähnlichen Bursagang mit noch längerem Diverticulum, in dem eine schlanke Spermatophore saß bis hinunter in die Vagina. Namentlich unsicher ist *Plectopylis*, nicht weil der Epiphallus ein langes Flagellum trägt, sondern weil neben dem normalen Bursagang am Oviduct noch ein zweiter, etwas kürzerer sitzt, der ebenso in eine längliche ovale Blase überführt. Es läßt sich schlechterdings nicht unterscheiden, ob hier die Bursa verdoppelt ist (wie so manche Anhänge sich verdoppeln können, worauf wir zurückkommen), oder ob das eine Organ eine Pfeildrüse ist, und welches.

Übersicht.

Das Wesen der *Epiphallogona* besteht in der Einfachheit der weiblichen Endwege, während umgekehrt die Anhangsorgane, namentlich die Pfeildrüse, so weit vorhanden und dann immer in einfacherem und reduziertem Zustande, auf den männlichen Gang übergetreten sind, wobei nur *Plectopylis* vielleicht eine Ausnahme macht. Die Variabilität im einzelnen ist groß.

Bei den Belogonen ist die Pfeildrüse mit dem Oviduct verbunden, und es ist von großem Interesse, daß Übergänge da sind.

ζ) Übergangsformen zu den Belogonen.

Jacobi trennt von den Ganesellen zwei japanische Arten ab, ohne sie zu einer besonderen Gattung zu erheben, *Helix conospira* und *H. Hilgendorfi*. Den Ganesellen waren sie nach den Schalencharakteren, die freilich primitiv sind, zugeteilt. An den Genitalien aber sitzt ein einfacher Blindsack, etwas halbmondförmig gekrümmt, nicht am Penis, sondern auf der weiblichen Seite, und der Übergang wird dadurch noch vollkommener, daß er bei *H. conospira* unten am Atrium sitzt, bei *H. Hilgendorfi* aber weiter oben am Oviduct. Er enthält weder einen Pfeil, noch trägt er Anhangsdrüsen, entspricht also ganz der Appendix von *Ganesella*, mit der auch die übrigen Einzelheiten, das etwas erweiterte Flagellum, der lange Penis und ziemlich lange Bursagang, durchaus stimmen.

η) *Belogona.*

Mit den Belogonen treten wir in die Gruppe ein, die jetzt am höchsten blüht unter den Gehäuseschnecken. Ihre Anatomie ist am längsten und häufigsten Gegenstand der Untersuchung gewesen seit

Swammerdâms Zeiten. Das wesentliche ist der mit dem Oviduct verbundene Pfeilsack, mit dem soliden Liebespfeil, der beim Vorspiel abgeworfen und wieder erneuert wird, wenn auch vermutlich nur bei den höchst entwickelten Formen (s. u.), ebenso wesentlich ist es, daß die dazugehörigen Schleimdrüsen neben dem Pfeil ausmünden. v. Iherings Ansicht, als wäre der Pfeilsack anfangs paarig, ist leicht zurückzuweisen, teils weil die japanische, von Jacobi aufgestellte Gattung *Trishoplita* einen Pfeilsack mit zwei Nebenpfeilsäcken hat, wo wir die sekundäre Entwicklung erkennen, teils weil die Urocycliden deutlich die Vervielfältigung beobachten lassen (s. o.). Diese geben auch den allerbesten Beweis, daß der solide Pfeil aus der durchbohrten Spitze der Pfeildrüse hervorgeht; denn bei den Urocycliden wird schwerlich jemand die Gattung *Trichotoxon* s. l. aus dem Verbande der übrigen zu reißen und ihr eine selbständige Ableitung zuzusprechen auf sich nehmen wollen. Ich wenigstens bin zu der natürlichen Gruppierung der Familienglieder gekommen von den Vitrinen aus, ohne mich um den Streit über die Heliciden (xiphogone und belogone) zu kümmern. Die Ableitung des Pfeiles von der Pfeildrüsenpapille unterliegt für mich keinem Zweifel.

Anders steht es mit den Drüsen. Die Verdopplung der Clitoristasche bei den Parmacellen, wo die einfachste Form eine lange Pfeildrüse besitzt (s. o.), läßt zwar die Trennung leicht konstruieren; die eine Pfeildrüse könnte, wie bei *Trichotoxon*, die Bildung eines soliden Pfeiles übernommen haben unter Aufgabe weiterer Secretion, die vielmehr der zweiten zugefallen wäre, infolge einer Arbeitsteilung; und für diesen Hergang läßt sich recht wohl die Tatsache anführen, daß die Schleimdrüsen bei manchen Eulotiden, also Heliciden von altertümlichem Habitus, erst in einen Nebenpfeilsack münden, wie ihn Jacobi genannt hat. Es bleibt aber noch eine zweite Möglichkeit, auf welche die Formen mit einfachstem Pfeil und einfachster Schleimdrüse hinweisen, nämlich die Helicostylen oder Cochlostylen in Sempers Sinne. An Stelle mehrerer Schleimdrüsen ist hier eine einzige vorhanden von kugliger Form. Semper hat aber gezeigt, daß diese kuglige Drüse sich aus Tubulis aufbaut, die nach dem Ausführgang zusammenstrahlen. Und da könnte man recht wohl Nalepas Idee heranziehen, der die Schleimdrüsen aus den kurzen Drüsenschläuchen in der Wand des Eileiters von *Zonites* (s. o.) herleiten möchte. Nach dem Stande der Dinge sehe ich mich nicht in der Lage, eine Entscheidung zu treffen. Man könnte vielleicht selbst daran denken, daß die Schleimdrüsen nach der ersten Alternative aus der Pfeildrüse hervorgegangen wären und sich dann nach Rückbildung des Pfeilsacks, die ja vorkommt (s. o.), unter Verkürzung und Vervielfältigung in die Oviductwand zurückgezogen hätten bei *Zonites*.

Wie dem auch sei, wenn die einheitliche kuglige Drüse am Pfeilsack der südostasiatischen Cochlostylen den Ausgang bildet, dann glaube ich, den Ursprung bei einer europäischen Form suchen zu müssen, an

deren entsprechende Stellung bisher niemand gedacht zu haben scheint, bei *Zonitoides* nämlich. Daß er jetzt unter den Zonitiden figuriert, tut nichts zur Sache, denn die Idee, daß die Heliciden von Zonitiden abstammen, klingt doch durch die Literatur allgemein durch.

Wenn Pilsbrys Einteilung der Heliciden in *Belogona euadenia* und *siphonadenia* auch nach v. Iherings Ausführungen keine tiefere Berechtigung haben sollte, so bleibt doch der Grundgedanke bestehen, daß die Siphonadenien die höhere, in diesem Falle also die höchste Stufe darstellen, daher wir seiner Anordnung im allgemeinen folgen können. Dabei ist freilich zu berücksichtigen, daß v. Ihering sich mit ihm in einem wesentlichen theoretischen Gegensatz befindet, insofern als er Pilsbrys Auffassung, als wären die amerikanischen Heliciden von den altweltlichen anatomisch zu trennen, sich entgegenstellt und seinen Widerspruch kürzlich betont und aufrecht erhalten hat.*) Schließlich sind die Unterschiede weniger groß, als es scheint, denn beide Autoren stellen die Hygromiinen oder Eulotiden an die tiefste Stelle, d. h. Formen, die lange in der Literatur unter *Fruticicola* vereinigt waren.

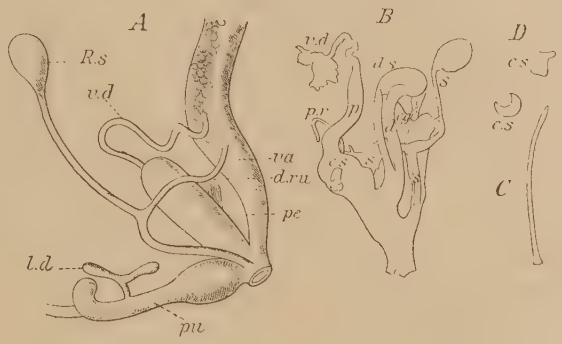
Mir erscheint es unmöglich, für die Belogonen einen bestimmten Stammbaum zu entwerfen; zum mindesten müßte er polyphyletisch sein. Und in diesem Sinne läßt sich eine Menge von Spuren gesonderter Entstehung nachweisen, die hier an den Genitalien verfolgt werden mögen. Zunächst mag noch der Einwand Berücksichtigung verdienen, als ob der Pfeil grundsätzlich verschieden gebaut wäre bei den Zonitiden und Heliciden. Bei jenen soll der Kalk in organisches Gewebe eingelagert sein, bei diesen nicht. Das Gewebe tritt aber schon bei vielen Zonitiden zurück, so daß nur ganz spärliche Zellen verzeichnet werden, und bei *Trichotoxon* sieht man namentlich außen reine Kalkauflagerungen. Bei Eulotiden aber bleibt, wie Jacobi angibt, nach Auflösung des Kalks in Salzsäure eine gleichmäßige organische Grundlage zurück. Dazu ist bei ihnen der Pfeil vielfach an der Basis und bis weit ins Innere hinein hohl, als wenn er der Pfeildrüsenpapille aufgesessen hätte. Umgekehrt wird er bei den Urocycliden so solid, wie irgend ein Liebespfeil höherer Heliciden. Die Unterschiede verwischen sich also nach allen Richtungen.

Leider sind unsere Kenntnisse in den meisten Fällen, da sie sich auf die Umrisse beschränken, zu oberflächlich, um gerade bei den einfacheren Formen ein bestimmtes Urteil zu gestatten. Daß diese Unterschiede beträchtlich sind, ist leicht zu zeigen. Bald bleibt die Pfeildrüse einfach, bald fehlt sie gänzlich. Die einfache Drüse hat nicht nur eine ganz verschiedene Form und Länge, sondern ihre Mündung sitzt bald oberhalb, bald unterhalb des Pfeiles. Ja das Verhalten des Pfeilsackes zum Oviduct kann wechseln, so daß in dem einen Falle, und zwar in

*) v. Ihering, System und Verbreitung der Heliciden. Verhandlungen d. zool. bot. Ges. Wien 1909. — Zur Kenntnis der südamerikanischen Heliciden. Abhandlungen d. Senckenb. nat. Ges. XXXII. 1910.

dem häufigsten, der Pfeilsack dem Oviduct ansitzt, während umgekehrt auch der Oviduct in den Pfeilsack einmünden kann, und dieser sich zwischen Atrium (oder Vagina, was dasselbe ist) und Oviduct (oder oberen Teil der Vagina, „Uterushals") einschiebt, ein Verhältnis, das namentlich bei *Urocyclus* dem stärksten Wechsel unterworfen ist (s. o.). Dazu kommen nun die mancherlei Nebenpfeilsäcke ohne Pfeile, die Spaltung des Pfeils, die sich ebenso in den Düsen nachweisen läßt, u. dergl. m. Kurz ich halte es für ausgeschlossen, die Grundformen der Belogonen mit den höheren in bestimmte Gruppen zu ordnen und überhaupt dem Bedürfnis der Systematik nach Zusammenfassung entgegenzukommen, man müßte denn eine niedere Gruppe vielgestaltiger, d. h. polyphyletischer Formen aufstellen, in direktem Gegensatz zu einem natürlichen System. Ich halte es daher für das Geratenste, den verschiedenen Spuren, welche die Herausbildung der höheren Heliciden hinterlassen hat, gesondert nachzugehen.

Fig. 195.



Zonitoides. Endwege der Genitalien. *A. Z. arboreus. B Z. nitidus. C* und *D Z. excavatus. C* Liebespfeil. *c.s* Kalkstücke aus der Peniswand. *c.g* Pfeildrüse. *d* Liebespfeil. *d.r.u* Ductus receptaculo-uterinus. *d.s* Pfeilsack. *l.d* Pfeildrüse. *p* und *pe* Penis. *pu* Pfeildrüsenscheide (Pfeilsack). *p.r* Penisretractor. *R.s* und *s* Bursa copulatrix. *s* (in *B*) dazu die beiden Zweige des Bursaganges. *va* Vagina. *v.d* Samenleiter.
A nach Ihering. *B-D* nach Moß.

Zonitoides (Textfig. 195).

Moß behandelt im Zusammenhang mit *Hyalina*, von der er die Tiere nicht generisch trennt, auch die Genitalien unserer beiden *Zonitoides*-Arten, *Z. nitidus* und *excavatus*, und findet sie übereinstimmend. Da zudem eine halbe Spermatophore von der Form wie bei *Hyalina* abgebildet wird, läßt sich auch über den Epiphallus urteilen. v. Ihering hat dazu den neotropischen *Z. arboreus* beschrieben. Die Verhältnisse sind auffallend genug. Von Tieren mit voll ausgebildeter Schale zeigte im Frühjahr nach Moß etwa der vierte Teil, im Sommer eine viel geringere Zahl Pfeilsack und Pfeil entwickelt; alle übrigen hatten statt dessen nur eine kleine Anlage des Pfeilsacks, aber ohne jede Spur von Pfeil, ohne jeden Übergang und auch ohne Pfeildrüse. Der Pfeil ist solid, schwach gekrümmt und am Ende zugespitzt. Die Pfeildrüse (coronal gland) besteht aus einem kugligen Anhang seitlich an der Basis des Pfeils, bei *Z. arboreus* ist sie ein gegabelter Schlauch. Der Samenleiter erweitert sich zu einem

dicken, kurzen Epiphallus, der in eine ähnliche Penisscheide übergeht. In deren Wand liegen bei den Tieren, die den Pfeil haben, zwei Kalkgebilde, eines rinnenförmig, das andere schmäler und halbmondförmig. Das Verhältnis wird nicht genauer angegeben, nur als Parallele auf *Helix acuta* verwiesen (s. u.). Mit dem Pfeil fehlen auch diese Kalkteile vollständig. Die kugelige Bursa sitzt an einem schlanken Gange, der sich unten gabelt. Der kürzere und engere Schenkel führt normal in die Vagina, der andere als canalis receptaculo-uterinus in die untere Hälfte des Penis. Ähnliches findet sich bei *Testacella bisulcata* (s. u.)

Vermutlich handelt es sich hier um eine Form, die zur Selbstbefruchtung direkt eingerichtet ist. Die Annahme liegt nahe genug, daß auch die vereinzelt und sprungsweise erfolgende Bildung des Liebespfeiles mit häufiger Ausschaltung der Copula zusammenhängt.

Helicostyla s. *Cochlostyla* (XXXVI 4—8).

Wird *Zonitoides* gewöhnlich den Zonitiden zugerechnet, so finden wir doch bei den philippinischen Cochlostylen mit ausnehmend variabler Schalenform die gleiche Anlage des Pfeilsacks und der Drüse, wenn auch von dem Verbindungsgang zwischen Bursa und Penis nichts bekannt geworden ist. Die anatomische Übereinstimmung der reichen Gattung — Semper hat allein 17 Gruppen mit 205 Arten — scheint sehr weitzugehen, nur bei der Section *Canistrum* scheint der Pfeilapparat zu fehlen nach der Zeichnung (— der Text übergeht es). Überall eine langgestielte Bursa, ohne Divertikel, ein langer Samenleiter und Penis ohne Flagellum, der Epiphallus äußerlich kaum von der Penisscheide abgesetzt, aber in dieser steckt eine quergeriefte flachzungenförmige oder eine löffelförmige Glans, die Semper als Penis bezeichnet, ohne der Durchbohrung zu erwähnen, und am Eintritt der langen Vagina, d. h. an gleicher Stelle wie bei *Zonitoides*, ein kurzer Pfeilsack mit einfach konischem oder pfriemlichem Liebespfeil und über ihm, mit ihm verbunden, die kugelige Pfeildrüse mit radiärer Anordnung der Drüsen im Innern. Wie eng hier noch Pfeilsack und Pfeildrüse zusammengehören, geht aus dem Verhalten von *C. dataensis* hervor, wo der gemeinsame Raum, in den beide münden, vorn erst wieder durch einen Ringwulst abgegrenzt wird, der papillenartig ins Atrium vorspringt.

Vallonia.

Die kleine Schnecke, die wohl meist des aufgewulsteten Peristoms wegen zu den höheren Heliciden gestellt wird, zeigt doch schon durch den unvollkommenen sekundären Ureter ihre Altertümlichkeit. Dem entspricht ein Pfeilsack ohne jede Drüse mit einfach conischem Liebespfeil. Man könnte etwa in *Spirotoxon* unter den Urocycliden eine Parallele suchen.

Acanthinula, jetzt nach Hesses Vorgang zu den Pupiden gestellt, würde sich nach den Genitalien weit besser hier anschließen. Sie stimmen, soweit Lehmanns Zeichnung beurteilen läßt, ganz mit denen von *Vallonia* überein.

Trishoplita Jacobi (XXXVI. 9. 10).

Die japanische Gattung mit einem mittleren Haupt- und zwei Nebenpfeilsäcken scheint eine wichtige Mittelstufe darzustellen für eine ganze Reihe weiterer Formen, meist aus anderen Faunengebieten. Die Zwitterdrüse aus zahlreichen Lappen gebildet, die nacheinander in den Zwittergang münden. Die Befruchtungstasche von der Eiweißdrüse entfernt, wie so oft. Am langen Oviduct die mittellanggestielte Bursa ohne Divertikel. Die verjüngte Vagina mündet in den unteren Teil des Pfeilsacks und dieser ins Atrium. In mitterer Höhe trägt der Pfeilsack die beiden Nebenpfeilsäcke, zwei zapfenförmige Gebilde mit engem Lumen und starker Muskelwand, wie das Hauptorgan, aber ohne Pfeile. Zwischen ihnen münden die beiden Schleimdrüsen, als zwei Packete drüsiger Lappen mit gemeinsamem Ausführgange. Der Pfeilsack mündet unten ins Atrium ganz wie bei *Cochlostyla* mit einem vorspringenden, central durchbohrten Septum. Der Pfeil, schwach gekrümmt, bis nahe zur Spitze hohl, hat zwei Längskanten, die mit Häkchen (Widerhäkchen) besetzt sind. Nach der Entkalkung bleibt die Form einschließlich der Häkchen erhalten. Der Epiphallus trägt proximal ein ziemlich weites Flagellum. Der Übergang in den Penis, äußerlich schwach markiert, erfolgt durch eine kräftige, durchbohrte Glans. Somit ist der untere Teil eine Penisscheide, und die ist wieder unten von einer äußeren Muskulatur umgeben.

Der Hakenbesatz des Pfeils erinnert an *Trichotoxon*.

Tricheulota sanziana (XXXVI 11. 11a).

Von Semper als *Helix* oder *Chloritis* bezeichnet, von Pilsbry als Untergattung *Tricheulota* zu *Eulota* gestellt.

Sahen wir bei *Trishoplita* die Zerlegung der acinösen Pfeildrüse in zwei, so hat die philippinische *Chloritis* nach Semper einen Pfeilsack mit einer langen, nach unten verjüngten Pfeildrüse. Man kann sie wohl einfach an die Cochlostylen anschließen. Sonst stimmen die Verhältnisse mit denen von *Trishoplita* überein, nur daß Pfeilsack und Vagina nebeneinander ins Atrium münden.

Der Penis hat eine große, löffelförmige Glans.

Epiphragmophora fidelis (*Monadenia*).

Die *Epiphragmophora* aus dem westlichen Nordamerika, die eine besondere Gruppe darstellt und von Pilsbry ihrer Pfeildrüse wegen vom Gros abgetrennt wird, hat ganz ähnliche Umrisse wie *Chloritis* oder *Tricheulota*, höchstens ist die Pfeildrüse noch länger, die eigentliche Drüse

auf das Blindende beschränkt, ihr Gang spindelförmig erweitert, — auch dick muskulös? (Textfig. 34A).

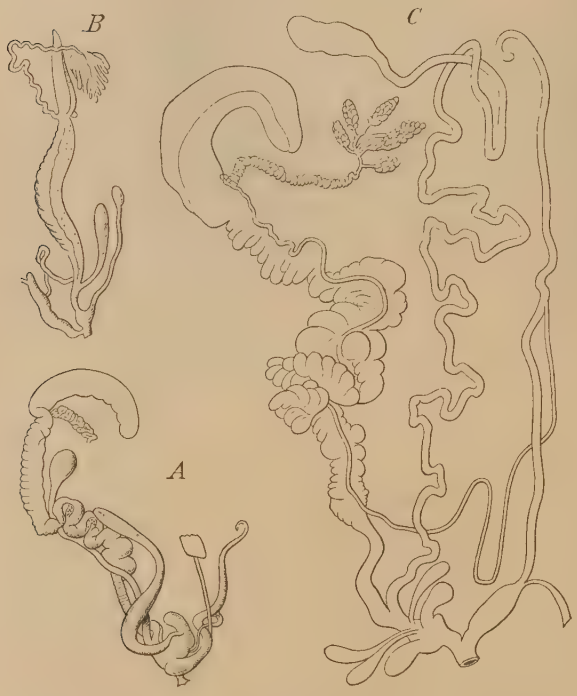
Chloraea benguetensis und *fodiens* (XXXVI 12. 13).

Abermals die gleichen Verhältnisse, doch die Pfeildrüse acinös gelappt, aber mit einem Ausführgange, der bis unten secretorisch ist. Höchstens bleibt unklar, ob bei der zweitgenannten Art die Lappen, tief gespalten, noch streng einheitlich münden. Dem Penis fehlt das Flagellum.

Glyptostoma (Textfig. 196*B*).

Die Gattung von Niedercalifornien hat am Atrium einen langen, proximal etwas erweiterten Schlauch. Pilsbry ist sich nach Binneys Figur offenbar nicht über seine Bedeutung klar geworden, denn S. 176 (Manual IX) gibt er an, daß keine Schleimdrüse vorhanden sei, S. 193 dagegen, daß der Pfeilsack fehle, aber eine Schleimdrüse da sei. Äußerlich liegt einfach eine Pfeildrüse vor wie bei den Zonitiden, noch ohne weitere Differenzierung. Leider fehlt näherer Einblick. Wieder verbinden sich mit der einen Eigenart noch andere, der Samenleiter faßt etwa in der Mitte des Penisschlauchs an; und wenn man auch dessen Blindhälfte, vermutlich den Epiphallus, als Flagellum bezeichnen wollte, so ist er doch von den vorhergehenden Formen dadurch geschieden, daß an ihm sich oben der Penisretractor inseriert, wiederum so, daß ein kurzes Peniscoecum übrig bleibt.

Fig. 196.

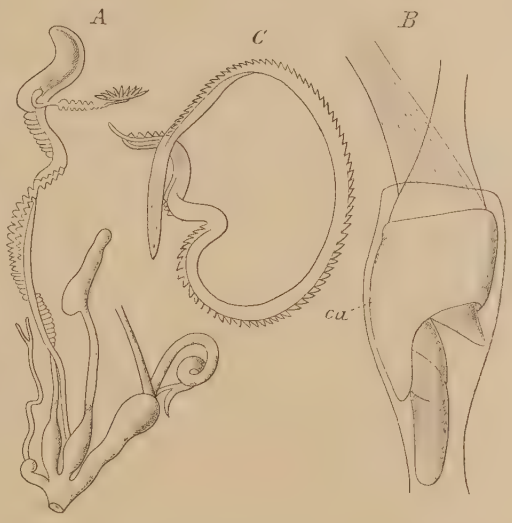


Geschlechtswerkzeuge von *A Epiphragmophora* (*Monadenia*) *fidelis*, *B Glyptostoma newberryanum*, *C Lysinoe Ghiesbrechti*. *A* nach Pilsbry. *B* nach Binney. *C* nach P. Fischer. Aus Pilsbry (Tryon).

Lysinoe (Textfig. 196 *C*).

Die centralamerikanische Gattung hat sehr auffällige Genitalien, die bei allen 3 Arten übereinstimmen. Zu zwei Pfeilsäcken gehören drei keulenförmige Pfeildrüsen, die alle drei gesondert einmünden. Ist das nicht die Weiterbildung von *Trishoplita*, einfach mit Unterdrückung des mittleren, bei der japanischen Form allein den Pfeil enthaltenden Sackes? Die mittlere Drüse von *Lysinoe* ist wohl die ursprünglichste; daß eine gemeinsame Urform auch am mittleren Pfeilsack eine Drüse hatte, scheint beinahe selbstverständlich. *Lysinoe* hat natürlich andere Besonderheiten: Der Bursagang, ohne Divertikel, der Samenleiter, das Flagellum und der Epiphallus sind von abenteuerlicher Länge, der Penis selbst kurz und erweitert, vermutlich mit derber Glans.

Fig. 197.



Geschlechtswerkzeuge von *Cochlicella* (*Helicella*) *acuta*. *B* Penis. *C* Spermatophore. *a* Kalkring ins Penis. Nach Moß und Paulden. Aus Pilsbry (Tryon).

Cochlicella.

Helix acuta, gewöhnlich zu den Helicellen oder Xerophilen gerechnet, kann man wahrscheinlich mit dem gleichen Rechte an die Basis der ganzen Gruppe stellen, wie Zonitoides, ja vielleicht noch eine Stufe tiefer, da die Pfeildrüse noch keinen Pfeil zu haben scheint. Vielmehr ist sie eine Appendix am Atrium, unten, wie es scheint, die Drüsenscheide in altertümlicher Form, daran apical ein langer Drüsenschlauch, nach der Zeichnung von Moß und Paulden wohl noch mit einem kurzen Retractor am Ende. Die berufene Literatur weiß bisher nichts damit anzufangen. An *Zonitoides* erinnert namentlich ein Kalkgerüst im Penis. Am Epiphallus sitzt zunächst proximal ein kurzes Flagellum, distal geht er neben dem Penisretractor in die keulenförmige Penisscheide über; in der sitzt oben ein Kalkring, bei *C. conoidea* nach A. Schmidt ein abgestutzter Cylinder, bei *C. acuta* mehr bauchig aufgetrieben, basal mit einem verdickten Ring. Aus dem Cylinder ragt eine unregelmäßig gestaltete Glans heraus. Die lange Spermatophore ähnelt der von *Arion*, der Kopf ist nackt, der cylindrische Spermabehälter, der sich am anderen Ende zuspitzt, trägt eine gesägte Crista.

Japanische Eulotiden (XXXVI 14 und 15).

Jacobi fand bei gleichzeitiger Untersuchung unserer europäischen *Eulota fruticum* mit japanischen *E. sphinctostoma* anscheinend unbedeutende Differenzen, die vielleicht eine tiefere Trennung bedingen. Bei beiden münden die fingerförmigen Drüsen erst in ein besonderes Reservoir, den Nebenpfeilsack, der mit Pfeilbildung nichts zu tun hat. Bei *E. fruticum* mündet er von oben in den Pfeilsack, liegt also der Vagina zugekehrt, bei *E. sphinctostoma* aber von unten. Als eine Besonderheit der europäischen Form kann man vielleicht das Schwellgewebe betrachten, das Schuberth in der Wand der Vagina einseitig unterhalb des Pfeilsacks auffand. Jacobi sah es nur schwach entwickelt. Immerhin fällt es auf, daß es die gleiche Lagebeziehung einhält wie bei *Trichotoxon* (s. o.). Wichtiger ist, daß von den japanischen Eulotiden *Acusta* und *Euhadra* denselben Nebenpfeilsack haben, wie die Euloten, und daß er bei *Euhadra lechuana Amaliae* dieselbe Lage über den Pfeilsack hat, wie bei der europäischen *Eulota*. Eine Besonderheit zeigt wieder *E. sphinctostoma*, indem der untere Teil der weiblichen Anhangsdrüse, der Pfeilsack und Nebenpfeilsack aufnimmt, zu einem Bulbus von spezifischem Bau abgesetzt und angeschwollen ist. Die Wand ist stark muskulös, das Lumen auf der Unterseite flach, während von oben hohe Längswülste vorspringen. Das Epithel des flachen Bodens ist hoch und cylindrisch, auf den Wülsten plattet es sich ab. Sie werden erfüllt von einer dicken Lage subepithelialer Drüsenzellen, die durch eine mittlere dünne Muskellage geschieden werden. Geronnenes Secret zwischen den Wülsten war die Folge der Sonderstruktur.

Der Nebenpfeilsack hat bei allen unregelmäßige Falten, die Reservoire bilden für die Abscheidung der fingerförmigen Drüsen. Bei *Eulota sphinctostoma* bilden sie zu 6 bis 10 weiter gegabelten, schließlich aus zahlreichen Tubulis aufgebauten Schläuchen ein Packet, das durch Bindegewebe dicht zusammengehalten wird; bei dem anderen sind es zwei getrennte Packete. Die einzelnen Drüsenschläuche haben eine dichte Muskelhülle und sind von schmalem, hohem Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Drüsennatur schwer verständlich ist. Die Abscheidungen können wohl nur gering sein.

Bei *Acusta* hat der enge eigentliche Pfeilsack ebenso Cylinderepithel, dem aber einerseits Drüsenzellen mit sehr großen Kernen eingelagert sind.

Interessant ist es, daß bei *Euhadra*, deren Uterus mit Eiern gefüllt war, der kleine Pfeilsack schwarzes Pigment in der Muskulatur enthielt. Wirkt der Reiz von der Copula her nach? Vgl. oben: *Agriolimax*, Begattungszeichen.

Andere Unterschiede liegen in der ein- oder zweireihigen Anordnung der Lappen der Zwitterdrüse, in An- oder Abwesenheit des Flagellums,

in dem verschiedenen Absatz des Epiphallus gegen die Penisscheide durch einen Kranz kurzer Höcker u. dergl. *Acusta* hat eine solide Glans. Der Samenleiter wechselt in der Länge usw.

Die Erklärung für die verschiedene Lage des Nebenpfeilsacks ober- oder unterhalb des eigentlichen Pfeilsacks ist wohl in einer anfangs indifferenten Lage der Schleimdrüsen rings um die Pfeilpapille zu suchen, woraus beide Gruppierungen leicht sich ergeben. Der Nebenpfeilsack, als Reservoir, gehört zu den Feinheiten der Ausbildung, deren physiologische Begründung gegenüber der nächsten Verwandten uns noch dunkel ist.

Eulota fruticum u. a.

Nach Semper hat die europäische *Eulota* im Norden immer oder meistens 3 Pfeildrüsen, die von Mitteldeutschland bald 2, bald 3, die von Innsbruck nur 2, die von Südtirol 2, $1^1/_2$ oder 1 und die schwarze italienische Varietät nur 1. Leider fehlt der Nachweis, ob es die mittlere Drüse ist, die bei den süddeutschen Formen verschwindet, ebenso ist die Angabe von $1^1/_2$ unklar.

Nimmt man *Eulota* in dem weiten Sinne von Pilsbry, mit zahlreichen Sektionen von Centralasien über China und Japan bis hinunter nach Sumatra und weiter nach Ostindien, worunter *Plectotropis* und *Euhadra* die artenreichsten sein dürften, dann werden die Formen durch die enge Verbindung der Schleimdrüsen mit dem Pfeilsack und die vielfach acinöse oder selbst sackförmige Erweiterung der Schleimdrüsen zusammengehalten. Die übrigen Genitalien sind meist einfach ohne Divertikel am Bursagang und ohne Flagellum.

Helicodonta (*Trigonostoma*).

Diese europäischen Formen mit den schlanken Pfeildrüsen in der Zahl von 1 bis 3, mit einem Pfeilsack und einfach konischem Pfeil, der fehlen kann, machen wohl den Eindruck, als wäre entweder nur die ursprüngliche Drüse vorhanden, oder es wären zwei dazu getreten, die den Nebenpfeilsäcken entsprechen, etwa in Parallele zu Lysinoe, nur daß der ursprüngliche Pfeilsack mit seiner Drüse hier überwiegt. Daß wir es mit einem selbständigen Zweig zu tun haben, beweist der Ursprung des Penisretractors. Er kreuzt sich, wie meist, mit dem rechten Ommatophoren, entspringt aber nicht vom Lungenboden, sondern vom Spindelmuskel.

Leucochroa.

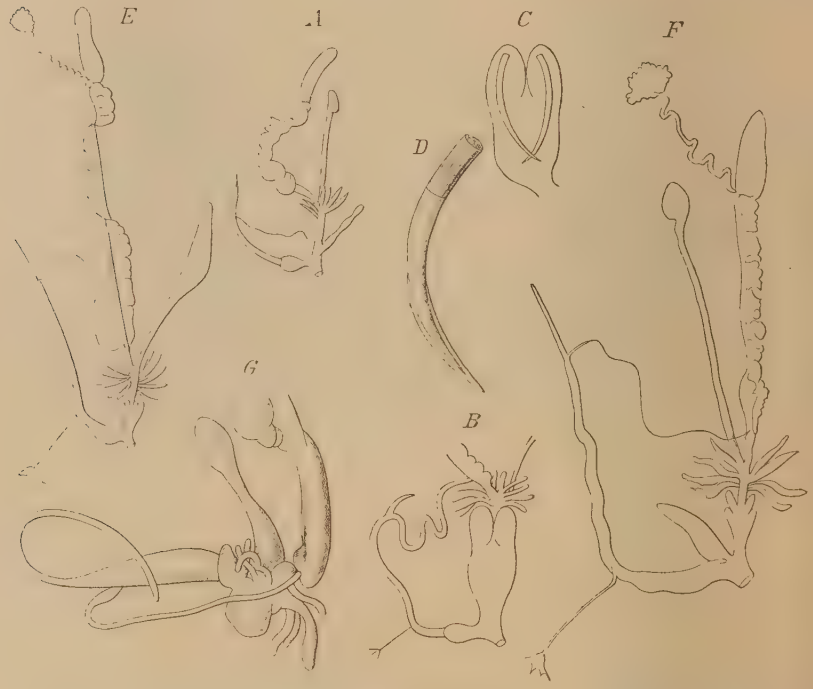
Die mediterranen Leucochroen scheinen weiter nichts zu haben, als eine einfache Pfeildrüse, wahrscheinlich in ursprünglicher Form, vielleicht etwas modifiziert, doch ohne einen Kalksack abzutrennen, eine kugelige, oberflächlich fein acinöse Drüse mit engem Gang, ähnlich der von *Coch-*

lostyla, oder ein mäßig gestreckter einfacher oder etwas acinöser, kurzer Schlauch mit kurzem, engem Ausführgang. Es erscheint nur als gekünstelte Voraussetzung, wenn man nach allerlei Reduktionen sucht. Der Bursagang hat ein Divertikel. Die kreidige Schale ist am Nordrande der Sahara entstanden.

Helicella (*Xerophila*) *carthusiana* (Textfig. 198 *A*).

Semper wie Schmidt haben Schwierigkeiten in der Deutung der Genitalien, insofern ein gekrümmter Sack ohne Pfeil mit einem apicalen

Fig. 198.



Genitalien von *Xerophila s. Helicella*. *A X. carthusiana*. *B-D ericetorum*. *C* Die beiden Pfeilsäcke mit den Pfeilen. *D* Liebespfeil, stärker vergr. *E X. striata*. *F. X. joppensis*. *G. Helicella* (*Lejeania*) *lejeaniana*. *A-D* nach Schuberth. *E* und *F* nach A. Schmidt. *G* nach Pollonera.

Schlauch unten an der Vagina sitzt und darüber zwei Gruppen von je drei fingerförmigen Schleimdrüsen. Semper redet in solchen Fällen von einer Vaginaldrüse anstatt des Pfeilsacks, offenbar weil ihm die Trennung und die Differenzen zu stark erschienen. Und doch bedeutet die scheinbare Trennung wohl weiter nichts, als die Verwachsung der Pfeildrüse mit der Vagina, die Vaginaldrüse ist die Pfeildrüsenscheide, bei der die Pfeildrüse vermutlich selbst noch durch die Pfeilpapille mündet, die Gruppen fingerförmiger Drüsen gehen auf Nebenpfeilsäcke zurück, das

Ganze reiht sich also an *Trishoplita* an, nur daß der eigentliche Pfeilsack selbst seinen ursprünglichen Charakter bewahrt hat.

Helicella (*Xerophila*) *joppensis* (Textfig. 198 *F*).

Das Maximum in dieser Hinsicht wird erreicht bei einer Form, deren Deutung wohl von A. Schmidt noch nicht gefunden werden konnte. Den eigentlichen Pfeilsack, der am unteren Ende der Vagina ins Atrium mündet, betrachtet er als einen Penisanhang, weiter oben an der Vagina sitzen zwei Pfeilsäcke mit Pfeilen und zwei Nebenpfeilsäcke, dazu zwei Gruppen von je vier Pfeildrüsen. Die beiden Pfeilsäcke enthalten einfache Pfeile, die Nebenpfeilsäcke sind leer.

Leider sind wir über die Struktur namentlich des unteren Anhangs nicht unterrichtet, so daß sich kaum sagen läßt, ob er der Rest der ursprünglichen Pfeildrüse oder der Pfeilpapille ist. Wenn er auch noch wegfällt, dann haben wir das Gros der Helicellen, d. h. das Maximum paariger Entwicklung, das den Mittelmeerländern eigen zu sein scheint (Textfig. 198 *E*). Denn außerhalb des Gebiets kommen wohl zwei Pfeilsäcke mit Pfeilen (Textfig. 198 *B—D*), aber nicht dazu zwei leere Nebenpfeilsäcke vor. Vorläufig sind zwei Paar Pfeilsäcke mit zwei Paar Pfeilen noch nicht gefunden und höchstens prospektiv. Die Pfeile pflegen gekrümmt zu sein mit zwei gegenüberliegenden Schneiden an der Spitze.

Manche Unklarheiten bleiben noch in der reichen Gruppe, weil die Autoren bisher von falschen Voraussetzungen ausgingen. So hat *H.* (*Jacosta*) *explanata* außer zahlreichen Schleimdrüsen zwei Pfeilsäcke, die aber wenig voneinander getrennt sind. Hier kann man schwanken, ob der Pfeilsack selbst die Pfeildrüse und Pfeilpapille ist, im Begriff sich zu verdoppeln, nach Art von *Urocyclus*. *H.* (*Obelus*) *tuberculosa* hat am Penis eine „subterminale längliche Appendix". Der indifferente Ausdruck könnte zu einer Verwechslung mit der Pfeildrüse führen. Wahrscheinlich enthält aber die Aussackung eine solide Glans. Eine wirkliche Reduktion tritt an der Wüstengrenze ein, in Arabien und Abessinien (die Belogonen erreichen den Sudan nicht). Bei der dort hausenden Gruppe *Lejeania* liegt der Pfeilsack nach Pollonera ganz unten am Atrium und ist verkleinert, wenn er nicht ganz fehlt. Die Schleimdrüsen bilden nur noch zwei Gruppen kümmerlicher kurzer Schläuche (Textfig. 198 *G*).

Die übrigen Geschlechtsteile bleiben einfach; ein Flagellum ist da, aber der Bursagang, der kurz oder mittellang, selten lang ist, hat kein Diverticulum.

Penisretractor.

Im allgemeinen kreuzt der Penisretractor bei den Heliciden sich mit dem rechten Ommatophoren. Bei einigen Gruppen, namentlich bei den Helicellen, fehlt diese Kreuzung und Durchschlingung. Wenn das nicht von grundlegender Bedeutung ist, so fällt es für die Systematik ins Ge-

wicht, da keine individuellen Abweichungen vorkommen. Mehr sporadisch scheint der Wegfall desselben Rutenmuskels, den A. Schmidt bei manchen kleineren Formen beobachtete und betonte. Ist hier die Copula ausgefallen und durch Selbstbefruchtung ersetzt? (s. u.). Von besonderem Interesse ist es dabei wohl, daß die Sektionen von *Helicella*, die an der Südwestgrenze, im Kaukasus, in Syrien, Arabien und Abessinien leben, d. h. *Lejeania* und *Platytheba* (*Nummulina*) nach Pilsbrys Nomenclatur, ohne Penisretractor sein sollen.

Epiphragmophora (Textfig. 199).

Die westamerikanische große Gruppe, von der vorhin schon die Sektion *Monadenia* herausgehoben wurde (s. o.), hat, wie es scheint, einen besonderen Weg eingeschlagen. Immer sind (außer bei *Monadenia*) zwei

Fig. 199.

Geschlechtsorgane verschiedener Arten von *Epiphragmophora*.
A E. (*Helminthoglypta*) *nickliniana*. *B E.* (*Helminthoglypta*) *arrosa*.
C E. (*Helminthoglypta*) *Traskii*. *D E.* (*Micrarionta*) *areolata*.
A. C. D nach Pilsbry. *B* nach Semper.

Pfeildrüsen vorhanden, ähnlich wie bei den europäischen *Arionta* und *Campylaea*. v. Ihering hat neuerdings eine nähere Verwandtschaft daraus herleiten wollen, und sie mag bestehen, aber doch wohl eine entferntere.*) Die amerikanischen Heliciden haben immer ihre Besonderheiten und sind, wie es scheint, altertümlicher. Bei den europäischen Formen sind die beiden Drüsen völlig getrennt und münden einzeln, bei den amerikanischen vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen Ausführgang, mit einer Ausnahme, auf welche wir gleich zurückkommen. Bei jenen sind sie ein-

*) Die folgenden Erwägungen, nach denen die westamerikanischen Formen mit den europäischen trotz aller Eigenart der Entwicklung näher zusammenhängen, als mit den südostasiatischen, sprechen ohne weiteres gegen v. Iherings Hypothese einer Landverbindung zwischen Centralamerika und dem tropischen Asien, die lediglich auf solche vermeintliche Verwandtschaft gebaut wurde. Für die Brücke stand bereits der Name *Archigalenis* bereit.

fache, in der Mitte schwach angeschwollene Schläuche, bisweilen mit einem etwas erweiterten Blindende. Bei diesen wechseln sie in ihrer Gestalt. Sie sind unten spindelförmig angeschwollen und nach Sempers Schilderung muskulös, hier wiederholt sich die Muskelspindel der Vitrinen (Textfig. 199 *A—C*). Die eigentlichen Drüsen sind entweder kurze, cylindrische Schläuche, die sich gegen die Spindel verjüngen, oder sie verlängern sich ungemein und schwellen dann zuweilen unförmlich an zu dünnwandigen Säcken, die den Eindruck machen, als ob sie kaum noch secernieren könnten (199 *B*). Eine dritte Modifikation geht von dem kurzen Schlauch aus; er kann sich gabeln; und hier liegt wohl der Schlüssel für die Entstehung. Es liegt gar keine Andeutung vor für eine Spaltung etwa nach Art der *Trishoplita*, mit Nebensäcken neben dem Pfeilsack, die Drüsenschläuche heraussprossen lassen. Vielmehr handelt sich's vermutlich um die Gabelung der echten, ursprünglichen Pfeildrüse, nach dem Schema von *Trichotoxon*.

Etwas anderes scheint bei *E. areolata* (Textfig. 199 *D*) vorzuliegen, die zu der nach der Schalenähnlichkeit als *Micrarionta* bezeichneten Sektion oder Gattung gehört. Hier münden zwei Drüsen getrennt, aber die Mündungen liegen nicht symmetrisch nebeneinander, sondern in einer Längslinie übereinander, und entsprechend sind die beiden Drüsen ganz verschieden. Die eine ist die ursprüngliche Pfeildrüse und entspricht der von *Monadenia*, kuglig mit langem Gange, die andere ist kurz und trägt einen weiten Sack, aus dessen gezähnten Umrissen hervorzugehen scheint, daß Drüsenschläuche fiederartig angeordnet sind. Hier liegt offenbar eine neue Erwerbung vor, vermutlich entstanden durch Herausprossen von Tubulis aus der Wand der Pfeildrüse oder ihrer Scheide, oder aus einem Drüsenring in der Wand der Vagina am Einsatz der Pfeildrüse, wie wir ihn von *Zonites* kennen. Diese *Micrarionta* stellt offenbar eine Steigerung von *Monadenia* dar.

Semper fand bei *Epiphragmophora arrosa* (Textfig. 199 *B*) keinen Pfeil, sondern nur eine Papille. Er hielt den ganzen Apparat für etwas anderes als den Pfeilsack. Doch sind Pfeile nachgewiesen, an der Spitze abgeflacht und verbreitert, nach Art einer Lanzenspitze. Der Penis hat durchweg einen langen Epiphallus mit langem, oft sehr langem schlanken Flagellum. Der lange Bursagang ist bald ohne Divertikel, bald trägt er ein sehr langes, und Semper zeigte, daß sein Blindende oben am Spermoviduct ansitzt; ob es hier noch frei kommuniziert?

Cepolis und *Polymita*.

Die beiden Antillengattungen sind wahrscheinlich wieder umzudeuten. Der Pfeilsack ist cylindrisch, mit abgesetztem, kugeligem Blindende. Pilsbry gibt an, daß er durch einen Strang am Uterus ungeheftet sei, woraus v. Ihering vermutlich mit Unrecht auf einen Verbindungsgang schloß. Über der Basis sitzen zwei ziemlich weite Schleimdrüsenschläuche. Pilsbry versichert, daß er bei keiner Art einen Pfeil gefunden habe.

Es ist wohl anzunehmen, daß der Pfeilsack die ursprüngliche Pfeildrüsenscheide und der kuglige Blindsack die ursprüngliche Pfeildrüse ist. Epiphallus, Flagellum und Bursagang sind lang, bisweilen extrem, auch kommt ein kurzes Peniscoecum vor. Der enge Zusammenhang beider Gattungen wird schon dadurch gekennzeichnet, daß Pilsbry *Polymita* von der *Cepolis*-Sektion *Hemitrochus* ableitet.

Hygromia (*Fruticicola*).

In dieser Gruppe ist ein einfacher oder doppelter Pfeilsack, bisweilen mit Nebenpfeilsäcken vorhanden nebst Schleimdrüsen. Weitere Reste der Pfeildrüse fehlen. Das Flagellum ist da, das Divertikel des Bursaganges nicht.

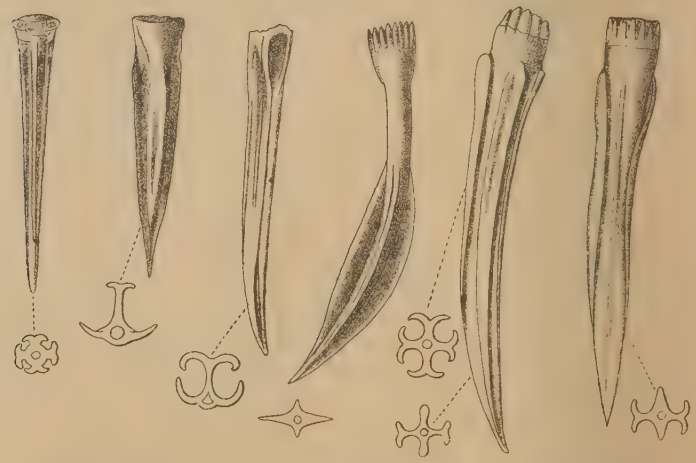
Auffallend sind zwei Sektionen, *Ciliella* und *Metafruticicola* entbehren des ganzen Pfeilapparates. Der Penisretractor ist erhalten.

Der Liebespfeil ist entweder einfach konisch oder gebogen, die Spitze hat zwei, hier und da selbst vier Schneiden.

Alle die übrigen Gruppen (Textfig. 200—203, XXXVII 1),

welche die höchste Entwicklung der Heliciden, d. h. der beschalten Pulmonaten schlechthin darstellen, zeigen nur untergeordnete Differenzen, die wohl für die Herausbildung und Abgrenzung der einzelnen Gattungen von

Fig. 200.



Liebespfeile von *Helix*, mit Querschnitten darunter von links nach rechts: *Murella nebrodensis. Murella Coccovelli. Murella serpentina. Tacheocampylaea Raspailii. Archelix punctata. Archelix Lariollei.* Nach P. Hesse.

Wert sind, aber kaum neue morphologische Elemente enthalten. Denn ob hier und da das Flagellum und das Divertikel am Bursagang fehlen, ist von nebensächlicher Bedeutung. Letzteres kann selbst hohe Variabilität

innerhalb der Art haben. Ja, die Tatsache, daß *Helix pomatia* am Bursastiel bald gar kein, bald aber ein wechselnd langes Divertikel besitzt, wobei sogar das letztere Vorkommnis in bestimmten Gegenden prävalieren soll, könnte als Objekt für den modernen Streit über Mutation und Variation verwandt werden, das Auftreten überhaupt als Mutation, die wechselnde Länge als Variation. Das anatomische Merkmal, welches Pilsbry für die Trennung von *Helicigona* (*Campylaea*, *Arianta*, *Chilotrema*, *Isognomostoma*, *Fruticocampylaea*, *Tacheocampylaea*) und *Helix* oder *Pentataenia* (*Archelix*, *Hemicycla*, *Iberus*, *Murella*, *Levantina*, *Euparypha*, *Eremophila* s. *Eremia*) anwenden will, fällt somit kaum ins Gewicht. Bei der ersteren soll das Divertikel des Bursaganges durch eine Bindegewebsmembran der Länge nach mit dem Spermoviduct verbunden, bei der letzteren soll es frei sein. Da es aber schlechthin für eine Abspaltung vom einfachen Genitalgange gilt und Semper bei *Helix pomatia* noch gelegentlich eine obere Kommunikation gefunden zu haben glaubt, kann darauf kein Wert gelegt werden. Die Einzelheiten zu verfolgen, bemüht sich Hesse mit Erfolg seit den letzten Jahren. Er zeigt die Spaltung der beiden Schleimdrüsen, oft ungleich nach Form und Zahl auf beiden Seiten, die durchbohrte Glans des Penis, die verschiedene Länge und Insertion des Pfeilsacks und der Drüsen. Mancherlei Feinheiten ergeben sich dabei aus der Skulptur des Pfeiles, der mit crenulierter Basis der Papille aufsitzt, nachher einen glatten Hals hat und dann mit den Schneiden meist in gerader Linie, bisweilen spiralig besetzt ist. Meist sind es vier, von denen sich zuerst ein gegenüberstehendes Paar, dann beide gabeln. Bei den Murellen sind es zumeist nur drei, durch Unterdrückung der einen, und die unpaare entwickelt sich dafür vorauseilend u. dergl. m. Bei der Bastardierung von *Tachea nemoralis* und *T. hortensis*, die Lang glückte (s. u.), ist es eigentlich nur der Liebespfeil der Hybriden, in dem die Vermischung der elterlichen Merkmale zum anatomischen Ausdruck kommt. Das Interesse, das diese Dinge bieten, liegt mehr auf dem Felde anderer Studien: Artbildung im Zusammenhange mit geographischer Verbreitung (s. u.). So erscheint auch die macaronesische *Leptaxis* anatomisch kaum verschieden; die ebenso geographisch beschränkte Gruppe der *Geomitra* mit dem wunderlichen Schälchen ist noch nicht untersucht. Daß auch unter diesen höchsten Formen sich noch Reste verbergen, die — durch Konvergenz — den gleichen anatomischen Bau erlangt haben, beweist etwa die französische *Helix* (*Elona*) *quimperiana* mit der chloritisartigen Schale und den sackförmig erweiterten Schleimdrüsen, die auf *Eulota* weisen würden, wenn sie nicht, vom Pfeilsack getrennt, sich weiter oben an die Vagina hefteten. Der ebenso monotype *Allognathus* von den Balearen mit den gleichmäßigen, einfachen Zähnen auf der Radula schließt sich in den Genitalien etwa den einfacheren Pentataenien an. —

Der Bau des Penis erreicht bei den Pentataenien seine höchste

Vollendung. Der Epiphallus ragt mit einer durchbohrten Glans in die Penisscheide. Diese liegt als Rohr in einer äußeren Hülle, durch einen Hämolymphraum getrennt. Das Rohr zerfällt in zwei Abschnitte, die durch ein vorspringendes, in der Mitte durchbohrtes Septum geschieden sind. In der Wand der unteren Hälfte liegt nach Ashworth*) noch eine kleine Papille. Auf den feineren Bau kommen wir gleich zurück. Größere derartige Papillen, auch zwei übereinander, sowie das Septum und eine weit größere Glans beschreibt P. Hesse von *Tracheocampylaea* u. dergl.

Abnormitäten.

Abnorme Fälle können Einblick gewähren in normale Bildungsvorgänge. Die Beobachtung von Bietrix, wonach der Genitalapparat einer Weinbergschnecke in drei Teile zerfallen war, spricht für deren unabhängige Entstehung. Die getrennten Teile waren a) Zwitter- und Eiweißdrüse, b) Pfeilsack und Schleimdrüsen, c) Penis und Zubehör, d. h. Flagellum und das distale Ende des Samenleiters. Das Atrium erscheint als geschwollene Verlängerung der Penisscheide. Die Bursa copulatrix fehlt vollständig.

Mangenot fand eine Weinbergschnecke mit geschlossener Genitalöffnung. Infolgedessen waren das Atrium und die Vagina durch Flüssigkeit stark erweitert. Das Atrium war ein ovaler Sack, an dessen einem Ende saß der Penis mit Flagellum und Vas deferens, am anderen der Oviduct. Danach würde sowohl der Pfeilapparat, wie namentlich der Penis als gesonderte Anlagen zu betrachten sein. Auffallend war die Verdreifachung des Pfeilsackes, sie erinnert an *Trishoplita* (s. o.).

Dementsprechend stieß Collinge auf eine *Helix aspersa* ohne Rute.

Ganz neuerdings beschreibt Hofmann eine Weinbergschnecke,**) die eine gewisse Ähnlichkeit mit der von Bietrix zeigt, doch fehlt außer der Bursa copulatrix auch der mittlere Teil, d. h. der Pfeilsack mit den fingerförmigen Drüsen; es sind also nur zwei völlig voneinander getrennte Portionen erhalten, vorn der Penis mit Flagellum, Retractor und kurzem geschlossenem Samenleiter, hinten die Zwitterdrüse, der Zwittergang mit der Befruchtungstasche, an der nur die Blindschläuche an Zahl reduziert sind, die Eiweißdrüse und ein kurzer, blindgeschlossener Körper mit zwei inneren Erweiterungen; es ist der Spermoviduct, an dem die beiden Wege histologisch kaum differenziert sind. Auf die Schlüsse, die sich daraus ergeben, kommen wir unten zurück, sie zerlegen den ganzen Genitalapparat in vier vollständige Teile: Penis — Pfeilapparat — Bursa copulatrix — Zwitterdrüse bis Spermoviduct.

---

*) J. H. Ashworth. A specimen of *Helix pomatia* with Paired Male organs. Proc. r. soc. Edinbourgh XXVII. 1907.

**) E. Hofmann. Beiträge zur Teratologie der Schnecken. Zool. Anz. XXXIX. 1912. S. 249ff.

Einen überzähligen Penis, selbst mit Spermatophore, beschreibt neuerdings G. Quintaret (Compt. r. soc. Biol. LXX S. 55—56) bei der Weinbergschnecke, eine der Verdopplungen, auf die wir öfters gestoßen sind (s. o). Doch sind auch Verdreifachungen bekannt geworden durch Pégot und Paravicini. In dem einen Falle standen nur die abnormen, im anderen alle Penis mit dem Vas deferens in Verbindung.

Anders und von besonderem Interesse verhielt sich die Weinbergschnecke, die Ashworth genau beschrieben hat (l. c.). Sie hat einen überzähligen Penis auf der linken Seite, der das vollkommene Spiegelbild zu dem normalen rechten darstellt. Die Genitalöffnung, der Penis mit seinem feinsten Detail, Epiphallus und Samenleiter sind vollkommen ausgebildet, der letztere endigt blind an der Epidermis dicht hinter der Rute. Der überzählige Penisretractor entspringt unmittelbar neben dem normalen am Diaphragma. Die Kreuzung mit dem linken Ommatophoren ist vorhanden, ebenso der linke Penisnerv vom Cerebralganglion. Als Beweis für selbständige Anlage ist der Fall typisch, und Ashworth zieht als Parallele die Verhältnisse von *Pythia* heran. Ausgeschlossen scheint dagegen die Deutung als Rückschlag, denn es ist undenkbar, daß die hochstehende Form ursprünglich doppelte Begattungsorgane gehabt habe. Die Deutung gehört vielmehr unter das Kapitel der Entwicklungsmechanik. Und da ist es interessant, daß die abnorme Symmetrie nur den Teil des Körpers ergreift, der noch am meisten symmetrisch ist, den Vorderkörper nämlich, so gut wie die linke Genitalfurche regelrecht erhalten bleibt aus gleicher Ursache. Nicht aber ergreift die Verdopplung den hermaphroditischen Anteil des Genitalapparates, denn die Zwitteröffnung lag ursprünglich am Mantel; diesen aber mit der ganzen Schale wieder symmetrisch zu gestalten, erscheint mechanisch unmöglich.

Die Begattung.

Die Begattung der Heliciden hat von jeher die Aufmerksamkeit erregt und ist sehr oft beschrieben worden. Das wunderliche Abstoßen der nachher wieder erneuerten Liebespfeile fiel namentlich auf. Es scheint indes, daß gerade diese höchste Steigerung nur von den großen Pentataenien erworben wurde. A. Schmidt bemerkt ausdrücklich, daß *Fruticicola*-Arten in erwachsenem Zustande zu keiner Jahreszeit ohne Pfeil angetroffen werden. Hier sind wir keineswegs zur Klarheit durchgedrungen. An der so viel beobachteten Weinbergschnecke hat neuerdings Meisenheimer*) die Begattung, Befruchtung und Eiablage auf das eingehendste studiert, unter Hinzufügung anatomischer Einzelheiten. Jetzt ist eine solide Grundlage für das Verständnis geschaffen. Die Brunst erstreckt sich vom Mai bis in den Juli, vereinzelt in den August, die

*) J. Meisenheimer. Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia*. Zool. Jahrb. System. XXV. 1907.

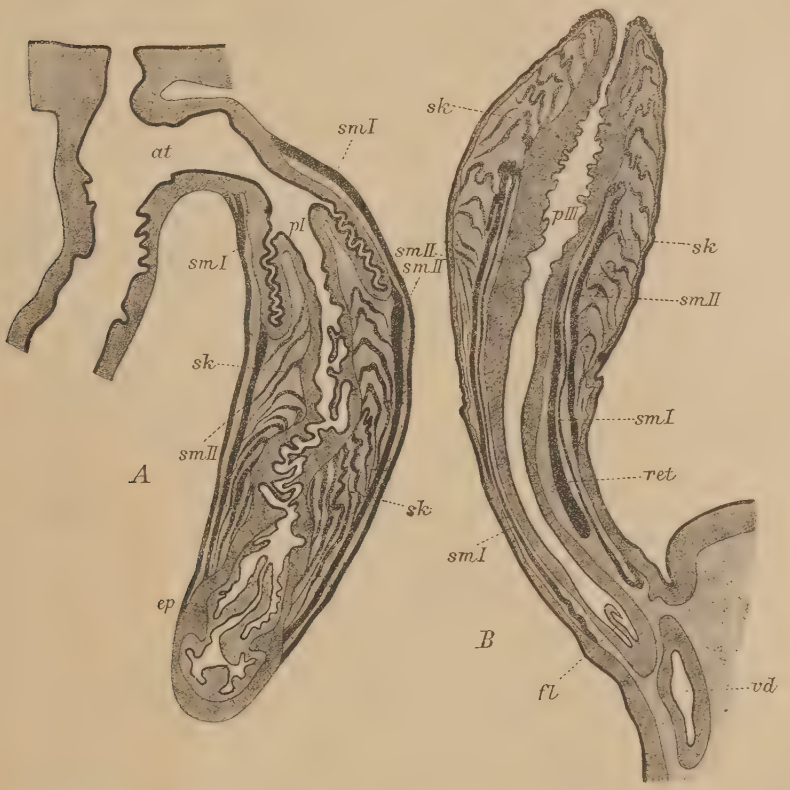
Höhezeit fällt in die erste Junihälfte. Auf das einleitende Liebesspiel, das in dem Aneinanderpressen der erhobenen Sohlen und den lebhaften Bewegungen der Lippen, Mundpapillen und Fühler bei intensiver Atmung besteht, folgt eine Zeit der Erschlaffung. Dann wird das Spiel wieder aufgenommen, bis das eine Tier vorn aufschwillt und die weiblichen Teile ausstülpt. Vom Penis kommt nur eine kleine Papille zum Vorschein, die wohl der von Ashworth beschriebenen (s. o.) entspricht. Unmittelbar nach der Vorstülpung des Pfeilsacks wird die weißliche Flüssigkeit der fingerförmigen Drüsen, die in ihn eingedrungen war, herausgepreßt, zum Schlüpfrigmachen der Wege, dann der Liebespfeil selbst, worauf Ermattung folgt. Der Pfeil wird in die Haut des Partners tief und schmerzhaft eingestoßen, meist in den Fußrand, doch auch an beliebige andere Stellen, einmal durchbohrte er Dach und Boden der Lungenhöhle und drang bis in die Leibeshöhle, so daß die verwundete Schnecke, wiewohl sie die weiteren Phasen mitmachte, doch nicht zur Ausstoßung der Spermatophore kam. Der eingedrungene Pfeil wird nachher meist durch Muskelbewegungen wieder aus der Haut entfernt und fällt zu Boden. In der Regel wird nur einer ausgestoßen, selten beide, wie es bei anderen Arten die Norm bildet. Durch den Reiz (Schmerz?) wird die getroffene Schnecke heftig zu Begattungsversuchen angeregt, während die andere zunächst ermattet. Wieder beginnt das Liebesspiel, bis die Genitalorgane von neuem hervortreten. Für den Penis ist dabei charakteristisch ein basaler Ringwulst mit seitlicher Papille, wohl der eben erwähnten, der sich zu dem Kegel verlängert. Aus dessen Spitze schiebt sich das distale Ende zunächst teleskopartig hervor, bis endlich ein gleichmäßiges Rohr gebildet wird, oben in einer Papille endend (der Glans). Da sich die Sohlen der Partner kreuzen müssen, um die Geschlechtsöffnungen zusammenzubringen, so erfolgen oft vergebliche Begattungsversuche, worauf jedesmal Einstülpung und neues Hervorstoßen der Genitalien erfolgt, bis schließlich die Penes kreuzweise in die Vagina eindringen. Die Spermatophoren werden nur abgegeben, wenn gleichzeitig von beiden Tieren die normale Lage erreicht wird, im Gegensatze zu den Ackerschnecken (s. o.). Der eigentliche Coitus dauert ca. 5 Minuten. Dann lösen sich die Vorderkörper, aber die Tiere sind noch auf Stunden durch die Spermatophorenendfäden verbunden. Der

Fig. 201.

Helix pomatia im Vorspiel. An der linken Schnecke beginnt die Ausstülpung der Begattungswerkzeuge. Nach Meisenheimer.

aus der Scheide gezogene Penis, der jetzt wulstförmige Schwellungen zeigt, schiebt sich aus und ein, ein lebhaftes Wellenspiel auf der Sohle hilft bei der Beförderung der Spermatophorenfäden mit. Allmählich werden die Genitalien zurückgezogen, und die Tiere sind voneinander gelöst. Nach mehreren Stunden der Erschlaffung erst gehen sie auseinander.

Fig. 202.



Helix pomatia. Längsschnitte durch den Penis auf verschiedenen Stadien seiner Entfaltung, *A* eingestülpt, *B* ausgestülpt. *at* Atrium genitale. *ep* Epiphallus (= *pIII*). *pI*, *pIII* verschiedene Abschnitte des Penis. *ret* Penisretractor. *sk* Schwellgewebe des Penis. *smI*, *smII* Muskelscheiden des Penisrohres. *vd* Vas deferens. Nach Meisenheimer.

Während der ganzen Zeit der Erregung waren sie gegen andere Reize fast unempfindlich.

Verfolgen wir noch einige Einzelheiten, zunächst das Ausstoßen des Liebespfeiles! Der Pfeil sitzt auf einer Papille im Grunde des Pfeilsacks, diese wieder auf einem kugligen Muskelwulst, der durch einen Spaltraum von der äußern starken Muskelwand getrennt ist. Die Kontraktion der letzteren verlängert die Papille bis fast an die Mündung des Pfeilsacks,

so daß der Pfeil ausgetrieben wird und meist über der Basis abbricht. Die Basis wird, später ausgestoßen, bisweilen mit in die Bursa copulatrix aufgenommen, so gut wie gelegentlich Fremdkörper, und dort mit den Spermatophorenhülsen aufgelöst.

Der Penis (Textfig. 202) zerfällt nach Meisenheimer in drei Abschnitte: den unteren vom Atrium bis zum kegelförmigen, durchrochenen Septum (s. o. Ashworth), den oberen von da bis zur Glans und den dritten von da bis zum Flagellum. Dieser dritte Abschnitt ist der Epiphallus. Somit hat der eigentliche Penis oder die Penisscheide noch zwei Ab-

Fig. 203.

Spermatophore von *Helix pomatia*. *A* Die Spermatophore. *B-H* Querschnitte durch diese. *ef* Endfaden. *h* Hals. *k* Kopf. *sab* Samenbehälter *I-III* Querschnitte durch die Längsleisten des Samenbehälters. Nach Meisenheimer.

schnitte, einen distalen und einen proximalen. Beide haben hohes Cylinderepithel mit dicker Cuticula, die im Epiphallus wegfällt. Ein äußerer Hüllmuskel ist beiden Abschnitten gemeinsam, ein innerer beschränkt sich auf den proximalen. Zwischen ihm und dem inneren Epithel liegt, den Lymphraum durchquerend, ein System getrennter Muskelsepten, einen Schwellkörper bildend. Bei der Begattung wird erst der distale Abschnitt ausgestülpt, dann daraus der proximale, zunächst teleskopartig. Ein lockeres subcutanes Gewebe erlaubt dabei das Ausglätten der inneren Vorsprünge und Falten, wie es ähnlich beim Pfeilsack vorkommt unter gleicher Funktion.

Die Spermatophore in ihrer komplizierten Form (Textfig. 203) wird lediglich vom Secret des Flagellums gebildet, das beim Beginn der Copula in den Epiphallus überfließt, während aus dem Samenleiter Sperma eintritt.

Die Form stammt vom inneren Relief des Epiphallus, die des Endfadens von dem des Flagellums. Der durch drei Längsleisten versteifte Samenbehälter ist verhältnismäßig kurz, der Kopf zeigt einen labyrinthischen Besatz von schwächeren Leisten, die am Faden allmählich abnehmen, am Kopf aber vielfach miteinander verschmelzen. Eine starke Muskelhülle bewirkt die Austreibung. Die Schwellung des in den Bursastiel eingedrungenen Penis glättet dessen Falten aus und erleichtert den Übertritt der Spermatophore. Sie wandert dann im Bursagang, vermutlich durch dessen Peristaltik, da er nur das Drüsenepithel, innere Ring- und äußere Längsmuskeln besitzt, aufwärts und kommt nach etwa 12 Stunden in der Bursa an, wenn sie sich nicht in das Divertikel verirrt. Das hohe stark sezernierende Epithel der Bursa bewirkt die Auflösung der Hülse. Die Bursa wimmelt von dem Protozoon *Bodo helicis*. — Die Retraction des am weitesten ausgestülpten geschwollenen proximalen Penisteiles macht zunächst Schwierigkeiten, weil erst das Blut zwischen den Muskelsepten entfernt werden muß. Erst nach dessen Abfluß tritt der Penisretractor in Tätigkeit. — Die Befruchtung erfolgt in der Befruchtungstasche. Dieses Divertikel hat im Innern auf der einen Seite in seiner Wand noch eine Anzahl Blindschläuche, durch Muskelbindegewebe zusammengehalten. Das Epithel wimpert. Das Innere ist voll Sperma.

Bis jetzt ist es noch nicht geglückt, von zwei linksgewundenen Weinbergschnecken links gewundenen Nachwuchs zu erhalten. Vielmehr bekam Künkel rechtsgewundene Junge. Dennoch dürfte kaum daran zu zweifeln sein, daß unter Umständen die Abnormität übertragbar sein muß. Denn ohne diese Eigenheit scheint die Tatsache unerklärlich, daß von manchen beschalten Stylommatophoren, namentlich Clausilien, lokal geschiedene Stämme vorkommen, der eine rechts-, der andere linksgewunden. Auch bei *Amphidromus* ist der Wechsel häufig. Das Experiment sollte daher, um zum Ziele zu führen, an solchen Formen einsetzen, dem Fingerzeig der Natur selbst folgend.

Ganz vergeblich waren bisher die Versuche, eine rechts- und linksgewundene *Helix* derselben Art zur Fortpflanzung zu bringen. Das Vorspiel wird ausgeführt, aber die Begattung gelingt den Tieren nicht. In einem Falle wiederholte sich der Versuch so oft, daß allmählich fünf Pfeile gewonnen wurden.

Übersicht.

Wenn bisher alle Anstrengungen, ein befriedigendes System der Heliciden aufzustellen, fehlgeschlagen sind, so liegt der Grund offenbar in falschen Voraussetzungen. Man ging aus von Formen ohne Anhangsorgane und glaubte diese innerhalb der großen Gruppe selbst sporadisch entstanden, trotzdem man bei einzelnen eng zusammengehörigen Formen das Auftreten von Reduktionen erkannte. Der Weg, der von niederen Formen zu den Heliciden führt, ist ein sehr vielseitiger. Die Entstehung

ist in hohem Grade polyphyletisch. Die einzelnen Tribus müßten sehr beschränkt werden. So lohnend es ist, die Einzelheiten der Umwandlung zu verfolgen, so undankbar erscheint die Aufgabe, bestimmte Verwandtschaft der Tiere herausrechnen zu wollen in größeren Verbänden Viele einzelne Formen haben offenbar die höchste Ausbildung in den Genitalien erreicht auf selbständiger Bahn, wenn auch von ähnlicher Grundlage aus, durch Konvergenz also. Am wichtigsten war jedenfalls der Einfluß der Mittelmeerländer, denn hier in Europa allein finden sich die höchsten Entwicklungsgrade. Ebenso wichtig aber erscheint die Tatsache, daß hier auch die ursprünglichsten Formen noch vereinzelte Vertreter haben, von *Zonitoides* an. Alle außereuropäischen Formen lassen sich an niedere europäische anknüpfen. Sie haben vielfach eigene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, ohne aber die Höhe der europäischen zu erreichen. Wie es scheint, wirft keine außereuropäische Form den Liebespfeil ab.

9. Die Raublungenschnecken.

Wie in der Radula, so äußert sich in den Genitalien die auffallende Konvergenz der polyphyletischen Gruppe, allerdings in erster Linie im negativen Sinne. Wesentlich ist mit spärlichen Ausnahmen der Mangel aller Anhangsorgane, weder ein Flagellum, noch eine gesonderte Pfeildrüse kommen vor oder doch nur in unbedeutenden Resten. Wo ersteres beschrieben ist, bleibt es nicht nur kurz, sondern findet meist eine andere Deutung. Selbst die Ausstattung der Endwege mit einzelligen Drüsen tritt meist in den Hintergrund. Häufig dagegen ist ein Muskelcylinder, der die untere Hälfte des Penis einschließt. An seinem oberen Rande pflegt der Samenleiter fest mit dem Penis verbunden zu sein, durch muskulöses Bindegewebe. Fraglich bleibt, ob und wieweit hier eine Gabelung des Samenleiters eintritt, so daß ein ganz kurzer Ast oben durch das Muskelband hindurch sich in den Penis öffnete, mit dessen oberem Ende der lange Ast meist (aber wohl nicht immer) unter Epiphallusbildung in normaler Weise kommuniziert. Eine andere sekundäre Verbindung ist zwischen dem gleichen Punkte der unteren Penishälfte und der Bursa copulatrix beobachtet. Andererseits kann auch diese Bursa — in maximaler Reduktion — verschwinden, so gut wie das Atrium. Im einzelnen gibt es trotz aller Vereinfachung viele Besonderheiten, von denen manche noch die Herkunft von anderen Gruppen andeuten. Andere, wie die Verschiebung der Genitalöffnung, scheinen Neuerwerbungen zu sein. Von den vielen Autoren, welche über das Thema geschrieben haben, sollen die wichtigsten bei den einzelnen Formen erwähnt werden.

Die ganze Konvergenz scheint einen biologischen Grund zu haben, nämlich den, daß Selbstbefruchtung über wechselseitige Begattung vorwiegt. Daraus würde sich der Wegfall der beim Vorspiel gebrauchten Reizorgane ebenso erklären, wie die Erwerbung sekundärer innerer Verbindungen. Als Fleischfresser, die auf Schnecken und Regenwürmer an-

gewiesen sind, können sich die Tiere selten zu Kolonien anhäufen, und die, welche den Würmern in ihre Röhren folgen, sind erst recht isoliert. Daß es an Beobachtungen der Copula mangelt, kann allerdings ebenso gut auf der meist versteckten Lebensweise der Agnathen beruhen.

Plutonia (XXXVII 2).

Die charakteristische Raubschnecke der Azoren läßt sich wohl am leichtesten auf eine bestimmte andere Form beziehen, auf die atlantischen Vitrinen nämlich. Auf die verschieden starken Windungen des Zwitterganges wird man kein Gewicht legen. Die Prostata löst sich für eine kurze Strecke vom Spermoviduct los, im übrigen gleichen die Verhältnisse ganz denen der *Vitrina ruivensis* von Madeira etwa, dasselbe kurze Vas deferens mit dem kümmerlichen, schwerlich noch wirksamen Penis, der gleiche Mangel des Penisretractors, der ebenso von Furtado angegeben wird (216), die Verschmelzung der Pfeildrüse mit dem weiblichen Genitalgang, ein ziemlich langes Atrium. Hier ist also noch der Rest einer Pfeildrüse übernommen, und zwar bei der Art von S. Miguel, *Pl. atlantica*, lediglich als die Pfeilpapille, durch welche Oviduct und Bursagang münden, bei der westlichen *Pl. fayalensis* n. sp. dazwischen noch die Muskelspindel. Furtado hielt die Anschwellung der Vagina, die durch die Papille verursacht wird, für drüsig; ich fand die Wand dünn und gewöhnlich. Die eigentliche Pfeildrüse scheint also verschwunden. Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß bei dieser Form Selbstbefruchtung zur Regel geworden ist.

Parmacellilla (XXXVII 3).

Die transkaukasische Schnecke erinnert trotz aller sonstigen Ähnlichkeit in ihren Genitalorganen in keiner Weise an die nächstverwandte große *Parmacella*, denn die Pfeildrüse fehlt sowohl in der ursprünglichen Form als in der Umwandlung zur Clitoristasche. An den Genitalporus, der wie bei voriger weit vorn liegt, schließt sich ein ziemlich langes Atrium als einfacher Schlauch, wohl durch einzellige Drüsen rot gefärbt, in dieser Ausstattung wenigstens noch an *Parmacella* erinnernd. Daß es noch bei Copula ausgestülpt wird, bezeugt ein Retractor atrii. Oben münden die drei Wege gleichzeitig ein; der Penis ist typisch umgewandelt, ein derber, spiralig gewundener Cylinder, unten verengert und hier von der erwähnten Muskelscheide umfaßt. Ein Epiphallus ließ sich nicht mit Bestimmtheit unterscheiden, der gestreckte, also kurze Samenleiter zeigt fast gleichförmige Dicke. Die Prostata ist gut zu Drüsenschläuchen entwickelt am Spermoviduct, der ziemlich kurz bleibt. Am oberen Rande der Muskelscheide gibt der Samenleiter anscheinend die kurze sekundäre Verbindung zum Penis ab, zur Selbstbefruchtung. Der spiralige Penisschlauch, innen mit glatten Wänden, dürfte als Epiphallus dienen und eine glatte Spermatophore abscheiden, wie bei *Parmacella*.

Der Penisretractor entspringt genau in der Mittellinie vom vorderen Rand des Diaphragmas. Der Zwittergang ist fast gar nicht gewunden.

Daudebardia (XXXVII 4).

Wenn die Daudebardien sich von Hyalinen ableiten, durch Verlängerung ihres Vorderkörpers, so ist die Dehnung des Hautmuskelschlauches z. T. am äußersten Vorderende eingetreten, denn die Lateral- oder Genitalfurchen treffen nicht mehr am vorderen Seitenrande mit den Pedalrinnen zusammen, sondern ein Stück dahinter. Damit ist aber die Geschlechtsöffnung gleichzeitig etwa um ein Viertel der Körperlänge nach hinten verschoben, wo sie dicht über der Genitalfurche liegt.

Für die Untergattung *Libania* ist der Mangel eines Atriums bezeichnend, Penis und Vagina münden in unmittelbarer Nachbarschaft getrennt nach außen, wiewohl man von außen allerdings nur einen Porus wahrnimmt.

Im übrigen liegen die Verhältnisse einfach, doch so, daß eine weitere Einteilung auf Grund der Genitalien, die ich wie Wagner von einer Anzahl Arten untersuchte, während Plate histologische Details gab, sich auf das Verhältnis zwischen Atrium, Oviduct und Bursagang zu stützen hat. Entweder nämlich bildet der Eileiter die unmittelbare Fortsetzung des Atriums, und der Bursagang sitzt seitlich an, oder man gelangt vom Atrium in gerader Richtung in die Bursa mit seitlicher Insertion des Oviducts, Verhältnisse, die wohl für die Fortpflanzung mit Wechselbefruchtung, also mit Copula sprechen. Als dritte Gruppe könnte man die nehmen, wo Penis, Eileiter und Bursagang zugleich in ein kaum entwickeltes Atrium eintreten.

Charakteristisch ist etwa der Penis, der unten als dünner Schlauch die Muskelscheide hat, dann muskulös anschwillt und oben, an der Insertion von Retractor und Vas deferens noch einen kurzen Blindsack führt, der vermutlich bei der Copula ausgestülpt wird als kuglige Glans. Differenzen in der Länge und Form der Abschnitte, in der Insertion des Retractors und in der Länge des Vas deferens und des Bursaganges geben spezifische Merkmale. Das Atrium, bald als Vagina mit dem stets kurzen Bursagang vereinigt, bald abgesetzt (s. o.), hat meist drüsige Wände, bei *Libania* auch der untere Teil des Oviducts über der sitzenden Bursa. Sie dürfte auch die einzige Form sein mit deutlichem Epiphallus. Er ist das distale Ende des Samenleiters von der Stelle an, wo er durch Bindegewebe an die Muskelscheide des Penis geheftet ist, ohne hier einen Verbindungsgang abzugeben. Plate betont noch die flaschenförmige Befruchtungstasche am Zwittergang.

Von der Histologie macht er folgende Angaben. Vagina und Penis haben starke Ringmuskulatur, der Penis dazwischen auch Längsfasern. An die Vagina legt sich einseitig ein dickes Polster einzelliger Drüsen. Auch der flimmernde Penis, innen mit Längsfalten, hat Drüsenzellen,

nicht aber der flimmernde Samenleiter. Die Bursa führt unter einer Muskelhülle hohes, nicht flimmerndes Cylinderepithel. Im Spermoviduct tritt die Muskulatur zurück. Beide Halbkanäle wimpern. Der weibliche hat unter dem Epithel kochflaschenförmige Drüsenzellen mit klarem Inhalt, die Prostata wird von kleineren Drüsenzellen mit dunklem, körnigem Inhalt gebildet. Sie zeigen zweierlei Anordnung, teils sind sie über das ganze Epithel verteilt, teils gehören sie Drüsensäckchen an. An der Eintrittsstelle der Eiweißdrüse ist die Teilung des Spermoviducts noch kaum angedeutet. Der Zwittergang wimpert nicht.

Testacella (XXXVII 5).

Durch Crosse, Fischer Moss, Pollonera, Lacaze-Duthiers, Plate, mich u. a. kennen wir eine längere Reihe von Formen. Sie schließen sich im allgemeinen an *Daudebardia* an, doch mit manchen Unterschieden. Bei der vorderen Lage der Genitalöffnung kommt wieder die Kreuzung mit dem rechten Ommatophoren zustande, die bei *Daudebardia* fehlt. Die Endwege sind im allgemeinen schlanker, die verschiedene Länge des Bursaganges, seine tiefere oder höhere Insertion am Oviduct, verschiedene Anschwellungen am Bursagang und Penis, an dem der untere Muskelcylinder weniger hervortritt, bilden die Speziesmerkmale. Das Atrium scheint nie erweitert. Der Endsack des Penis kann durch den Retractor zu einem cylindrischen Schlauch ausgezogen sein und gilt dann den Autoren als Flagellum. Der Penisretractor entspringt entweder normal, wie bei *Daudebardia*, vom Diaphragma, das hier zum Abschluß des Luftsacks dient (s. o.), oder er hat seinen Ursprung an die Leibeswand verlegt, der Auflösung des Spindelmuskels bei der Gattung gemäß. Nebenbei bemerkt, führt die Übersicht der Genitalenden zur Kritik der Arten, so daß die von Lacaze-Duthiers ausführlich beschriebene *Testacella haliotidea* nicht mit der gleichnamigen Spezies im Sinne von Plate und Pollonera zusammenfällt. Bei der sardischen *T. Gestroi* ist der Bursagang am kürzesten und am weitesten nach oben verschoben, entsprechend der Stellung der Spezies, die, mit kürzester Schale, die Spitze des Stammbaums bildet. Auch ist bei ihr nach Plate der Penis durch eine Einschnürung in zwei Abschnitte zerlegt, während sich die Follikel der Zwitterdrüse, bei den Raublungenschnecken meist am stärksten gesondert, am engsten zusammendrängen.

Sehr auffällig sind Plates Angaben für *T. fischeriana* und *bisulcata*. Ein sehr kurzer Samenleiter geht zur Spitze des Penis. Der hat aber hier keinen Retractor, sondern an seiner Basis geht ein Gang ab nach oben, der den Penisretractor trägt. Er biegt aber um in einen zweiten Gang, der sich unten in den Bursagang öffnet. Plate redet von einem männlichen und einem weiblichen Flagellum, die oben miteinander in offener Verbindung stehen. Das männliche, in der Mitte etwas erweitert, besteht aus einer Muskelhülle, darunter Flimmerepithel und eine Zone

einzelliger Drüsen, das dickere weibliche hat eine derbere Muskulatur und nur oben Cilien, Drüsenzellen fehlen. Der Penis, dessen enges Lumen Flimmerepithel, aber keine Längsfalten trug, hatte eine sehr dicke innere Ring- und äußere Längsmuskulatur; nur wenig abweichend war die Struktur der Vagina. Plate meint, der Gang der beiden Flagellen möge wohl dazu dienen, Sperma, das zufällig in den Uterus gelangt wäre, in den Penis zu befördern und vor Vergeudung zu bewahren. Die Tatsachen sprechen anders. Die Struktur des Penis und der Mangel eines Retractors beweisen, daß er nicht ausgestülpt werden kann. Die Arten haben die Copula, wie es scheint, ganz aufgegeben. Das Sperma wird aus dem Penis gleich in den Bursagang geleitet — eine Parallele zu dem Verbindungsgang bei den Vaginuliden und bei Zonitoides.

Die nackten Raublungenschnecken des Kaukasus (XXXVII 6—11).

Die Verhältnisse liegen bei allen Gattungen einander sehr ähnlich. *Selenochlamys* hat vielleicht den Penis als enges Rohr in einem weiten Lymphraum, der von einer äußeren Scheide begrenzt wird. Die Muskelscheide beschränkt sich auf die untere Hälfte bei den übrigen, *Trigonochlamys*, *Pseudomilax*, *Phrixolestes*, *Hyrcanolestes*, *Chrysalidomilax*. Der Penis, ein enges Rohr in der Muskelscheide, erweitert sich proximal zu einem Schlauch von recht wechselnder Länge und Aufwindung, oft weit länger als das Vas deferens. Er dient im oberen Teile gleich als Epiphallus. Der hat feine Gruben in der Wand, in Reihen gestellt und die Reihen gesondert geordnet. Immer ist ein Atrium vorhanden als oft ganz dünner Schlauch von wechselnder Länge. Ähnlich die niemals langgestielte Bursa. Der Oviduct hat nirgends Erweiterungen. Die Zwitterdrüse besteht oft aus wenigen, gut getrennten Follikeln; der Zwittergang knäuelt sich wenig. Bisweilen werden Spermatophoren beobachtet, langgestreckte Cylinder, am einen Pol stumpf geschlossen, am andern zugespitzt, die letztere Hälfte spiralig zusammengedreht; in andern Fällen eine kurz- und plumpgestielte konische Kapsel, und wieder in anderen ein längerer Körper mit einem Faden mäßiger Länge. Wesentlich schien, daß die Spermatophore mit ihrem Stiel im Penis sitzend gefunden wurde, ja in einem Falle zwei, deren Fadenende in verschiedener Höhe im Epiphallus festsaß, ein Beweis, daß die Bildung fortschreitet, auch wenn noch eine Spermatophore im Penis sich befindet, also keine Copula eingetreten ist. Ja es scheint, daß Längswülste im Penis besonders angebracht sind, um die Spermatophore zu öffnen; einer, der bis in den Epiphallus hinaufreicht, würde die Führung übernehmen, um die Kapsel hinabzugeleiten. Der andere, der erst weiter unten plötzlich beginnt, scheint die Aufgabe zu haben, die Spermatophore durch Druck zu öffnen. Ja *Phrixolestes adsharicus* hat in dem Längswulst einen feinen scharfen Kalkkörper von pyramidaler Gestalt eingefügt, der ebensowohl beim ausgestülpten Penis als Reizorgan dienen könnte, als er innerhalb die glatte Spermatophoren-

hülse als Ritzer öffnen mag. So sprechen allerlei Einrichtungen dafür, daß die Begattung vielfach unterbleibt zugunsten der Selbstbefruchtung. Dazu kommen noch andere Momente. Wenn auch ein stets vorhandener Penisretractor die Möglichkeit der Ausstülpung andeutet, so ist doch meist das Atrium dünn und eng und war nur in einem Falle mit seitlichen Muskelbündeln versehen als Retractoren, die Bursa, immer kurz gestielt, war meist kleiner als die Spermatophore und enthielt niemals eine solche. Leider versäumte ich bei dem meist spärlichen Materiale, das in systematischer Absicht bearbeitet wurde, die genaue Untersuchung, ob der kurze Strang, der den Samenleiter durchweg an der oberen Grenze der Muskelscheide anheftet, ein offener Kanal ist, der eine sekundäre Verbindung zum Penis herstellt, wie es den Anschein hatte. Man hätte dann anzunehmen, daß im weiblichen Stadium, wenn der Samenleiter und der Prostatahalbkanal am Spermoviduct leer ist, das Sperma wieder auf diesem Wege aus dem Penis emporstiege durch die sekundäre Verbindung. Ebenso nahe liegt die andere Deutung, welche den untern Penisabschnitt für eine nachträgliche Einstülpung, seine Muskelscheide für ein mitgenommenes Stück des Hautmuskelschlauches und die Befestigung des Samenleiters daran für den ursprünglichen Durchtritt durch das Integument hält.

Noch mag einer Eigentümlichkeit bei der Bildung der Spermatophore gedacht werden. Eine schon vorhandene Hülse zeigt sich von zähen, gewundenen Fäden bedeckt, die aus den erwähnten Furchen des Epiphallus stammen mögen. Sie dürften verschmelzen, um die Hülse zu verstärken, wiewohl deren nachheriges homogenes Aussehen die Vorstellung erschwert.

Die Glandiniden (Textfig. 204*E*).

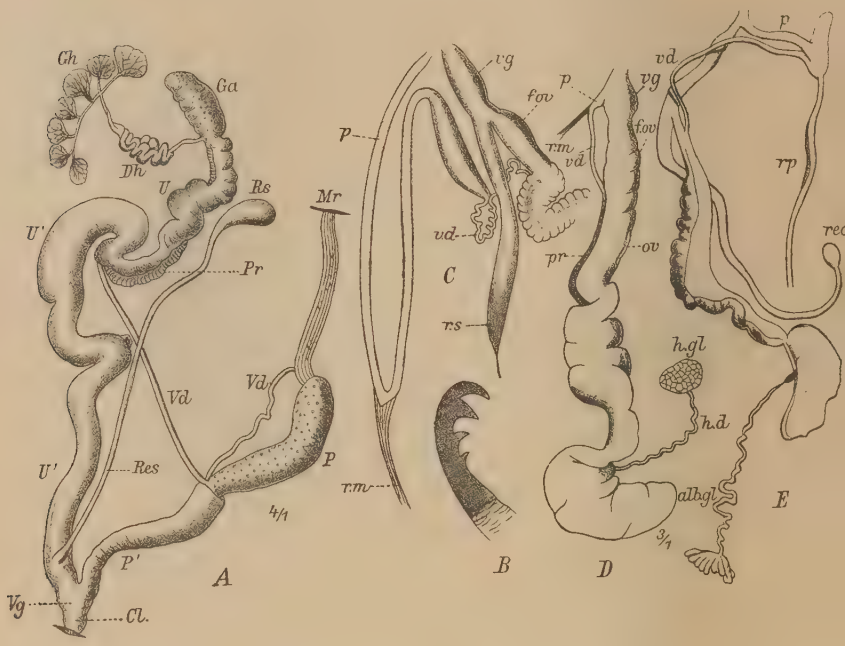
Strebel verdanken wir die ziemlich ausführliche Bearbeitung der mexikanischen Formen *Strebelia*, *Streptostyla*, *Salasiella* und *Glandina* s. *Oleacina*. Die Unterschiede sind mäßig. Auffallend ist namentlich bei manchen Streptostylen ein kurzer krummstabförmiger Anhang unten am Penis, vom Autor als Glandula mucosa bezeichnet, wohl der spärliche Rest einer Pfeildrüse. Sonst fehlen auch hier alle Anhangsorgane, und die Endwege sind meist schlank und daher vermutlich auch an einzelligen Drüsen arm. Die Zwitterdrüse besteht aus länglichen, oft gut voneinander getrennten Follikeln, der Zwittergang knäuelt sich in der unteren Hälfte stark auf. Ob es zu einer Epiphallusbildung kommt, erlauben die Bilder, da auch keine Spermatophoren beschrieben werden, nirgends zu entscheiden. Das gemeinsame Atrium bleibt durchweg ganz kurz. Auch die Vagina wird nie lang, da der Bursagang weit unten mündet.

Strebelia hat einen kurzen gedrungenen Penis, doch faßt der Retractor erst weiter oben am Samenleiter an. Der Samenleiter beginnt vor der Prostata, die sich eine kurze Strecke vom Spermoviduct frei loslöst. Die Bursa ist schlank und ziemlich kurzgestielt. Individuell zieht

sie sich oben zu einem langen Zipfel aus, der den Eindruck erweckt, als habe er sich in der Entwicklung vom gemeinsamen Genitalschlauche gelöst, wie sonst das Divertikel des Bursaganges. Die Schnecke scheint vivipar.

Streptostyla, an die sich *Salasiella* eng anschließt, zeigt mancherlei Differenzen. Der Bursagang ist sehr lang, so daß die Bursa der Eiweiß-

Fig. 204.



Geschlechtswerkzeuge von Raublungenschnecken. *A Ennea* (*Edentulina*) *Dussumieri*. *B* Reizpapille aus dem Penis von *Streptostele* (*Elma*) *Nevilli*. *C Rhytida Greenwoodi*. *D. Schizoglossa novoseelandica*. *E Glandina algira*. *alb.ge* Eiweißdrüse. *Dh* Zwittergang. *f.ov* Oviduct. *Ga* Eiweißdrüse. *Gh* Zwitterdrüse. *hd* Zwittergang. *h.gl* Zwitterdrüse. *Mr* Penisretractor. *ov* Oviduct. *p* Penis. *p'* untere äußere Penisscheide. *pr* Prostata. *rec* Bursa copulatrix. *Res* Bursagang. *rm*, *rp* Penisretractor. *Rs* Bursa copulatrix. *U'* Oviduct. *vd* Samenleiter. *vg* Vagina.
A und *B* nach Wiegmann. *C* und *D* nach Collinge. *E* nach Simroth.

drüse anliegt. Der Penis ist bald gedrungen, bald läßt er unten die cylindrische Muskelscheide der vorigen Gruppen erkennen. Er kreuzt sich mit dem rechten Augenträger. Der Samenleiter, meist ziemlich lang, kann merkwürdigerweise in der oberen Hälfte dicker sein als in der unteren. Die Glandinen ordnen sich hier ein, nur pflegt ein schlankerer Penis gleichmäßig bis zum Retractor hinaufzureichen, ein Verhältnis, das bei den Streptostylen wechselt. Bei der europäischen *Glandina* (*Poiretia*) fand sich (Textfig. 204 E) am proximalen Penisende eine sackförmige Erweiterung, ähnlich wie bei den Daudebardien, nur größer.

Erklärung von Tafel XXX.

Geschlechtswerkzeuge von Arioniden s. l.

Fig.

1—3. *Arion.*

1. Genitalendwege von *Arion empiricorum.*
2. Unteres Ende des Zwitterganges von derselben Schnecke.
3. *Arion lusitanicus* in Copula.

4—6. *Anadenus giganteu.*

4. Genitalapparat.
5. Penis, geöffnet.
6. Spermatophore.
7. Genitalapparat von *Geomalacus grandis.*
8. Genitalapparat von *Ariolimax californicus.*

9 und 10. *Prophysaon Hemphilli.*

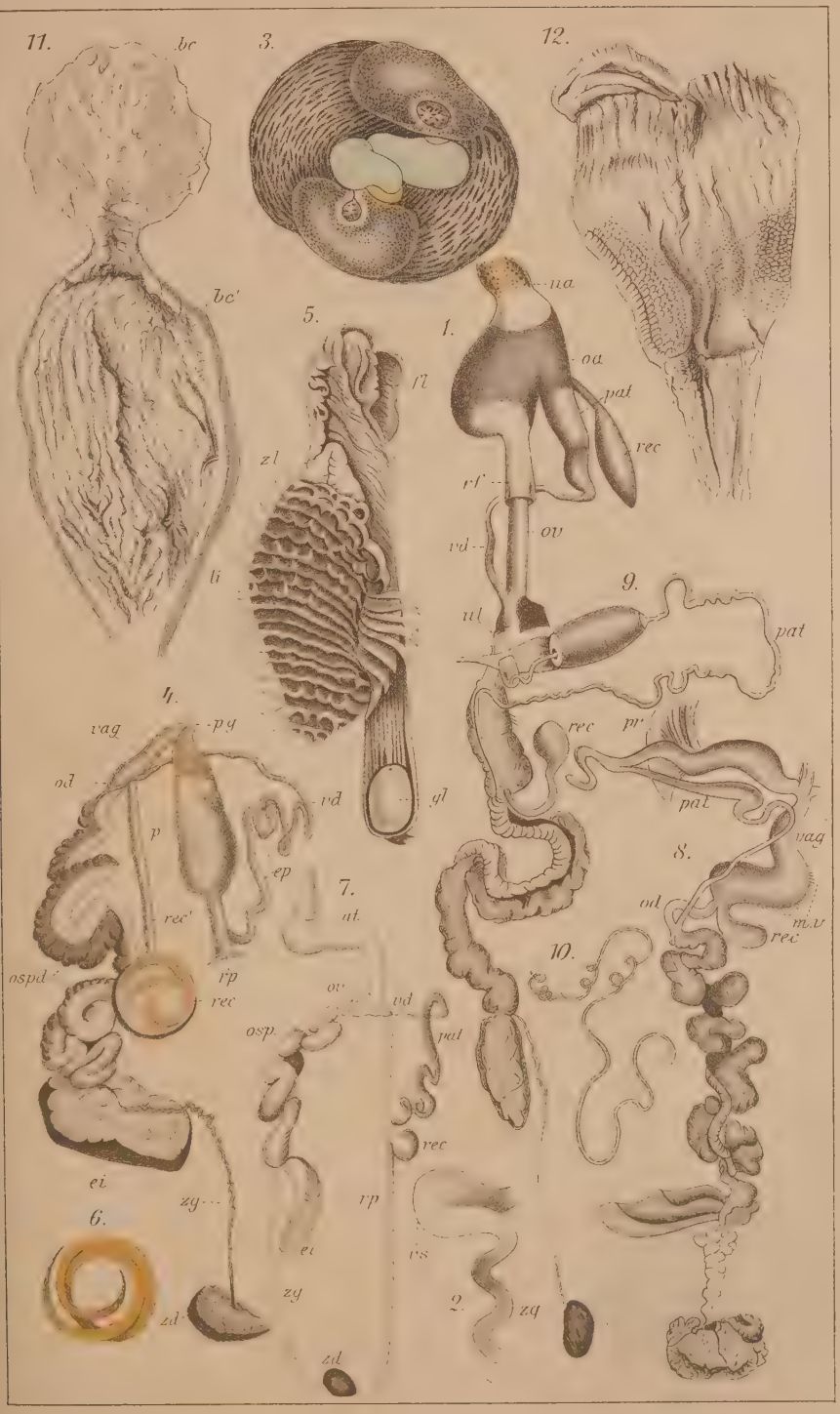
9. Genitalapparat.
10. Spermatophore.

11 und 12. *Philomycus viperinus.*

11. Bursa und Bursagang, geöffnet.
12. Penis, geöffnet.

at Atrium genitale. *bc* Bursa copulatrix. *bc'* Bursagang. *ei* Eiweißdrüse. *ep* Epiphallus. *fl* Löffelförmige Falte. *gl* Glans. *li* Ligula, mit verkalkten Dornen besetzt. *m.v* Muskeln der Vagina. *oa* Oberes Atrium genitale. *od* Eileiter. *osp, ospd* Spermoviduct. *ov* Eileiter. *p.g* Porus genitalis. *pr* Penismuskel. *rec* Bursa copulatrix. *rec'* Bursagang. *rf* Weiblicher Genitalretractor. *rp* Penisretractor. *ua* Unteres Atrium. *ut* Uterus. *vag* Vagina. *vd* Samenleiter. *vs* Befruchtungstasche. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang. *zl* Zunge der Ligula.

Nach Simroth. Fig. 11 und 12 Original.


11.
bc
bc'
li
3.
12.
5.
fl
zl
gl
1.
ua
oa
pat
rec
rf
ov
vd
ul
9.
pat
rec
pr
4.
vag
pg
od
vd
p
ep
rec'
rp
ospd
rec
ei
zg
6.
zd
7.
at
ov
vd
osp
pat
rec
rp
ei
zg
zd
10.
8.
vag
od
m.v
rec
2.
zq

Erklärung von Tafel XXXI.

Geschlechtswerkzeuge von Vitrina und Buettnerella.

Fig.

1—13. *Vitrina.*

1. Genitalendwege von *Vitrina pellucida.*
2. Genitalien von *Vitrina diaphana.*
3. Penis derselben.
4. Reizpapillen aus diesem Penis, mit Chondroidgewebe.
5. *Vitrina elongata.* Hohler Liebespfeil.
6. Genitalien von *Vitrina nivalis.*
7. Genitalien von *Vitrina brevis*, ohne die Zwitterdrüse.
8. Vorderende von *Vitrina brevis* mit ausgestülpter Pfeilpapille, von rechts.
9. Genitalien von *Vitrina major.*
10. Genitalien von *Vitrina Audebardi*, ohne die Zwitterdrüse.
11. Genitalendwege einer atlantischen Vitrine (V. Lamarcki von Tenariffa).

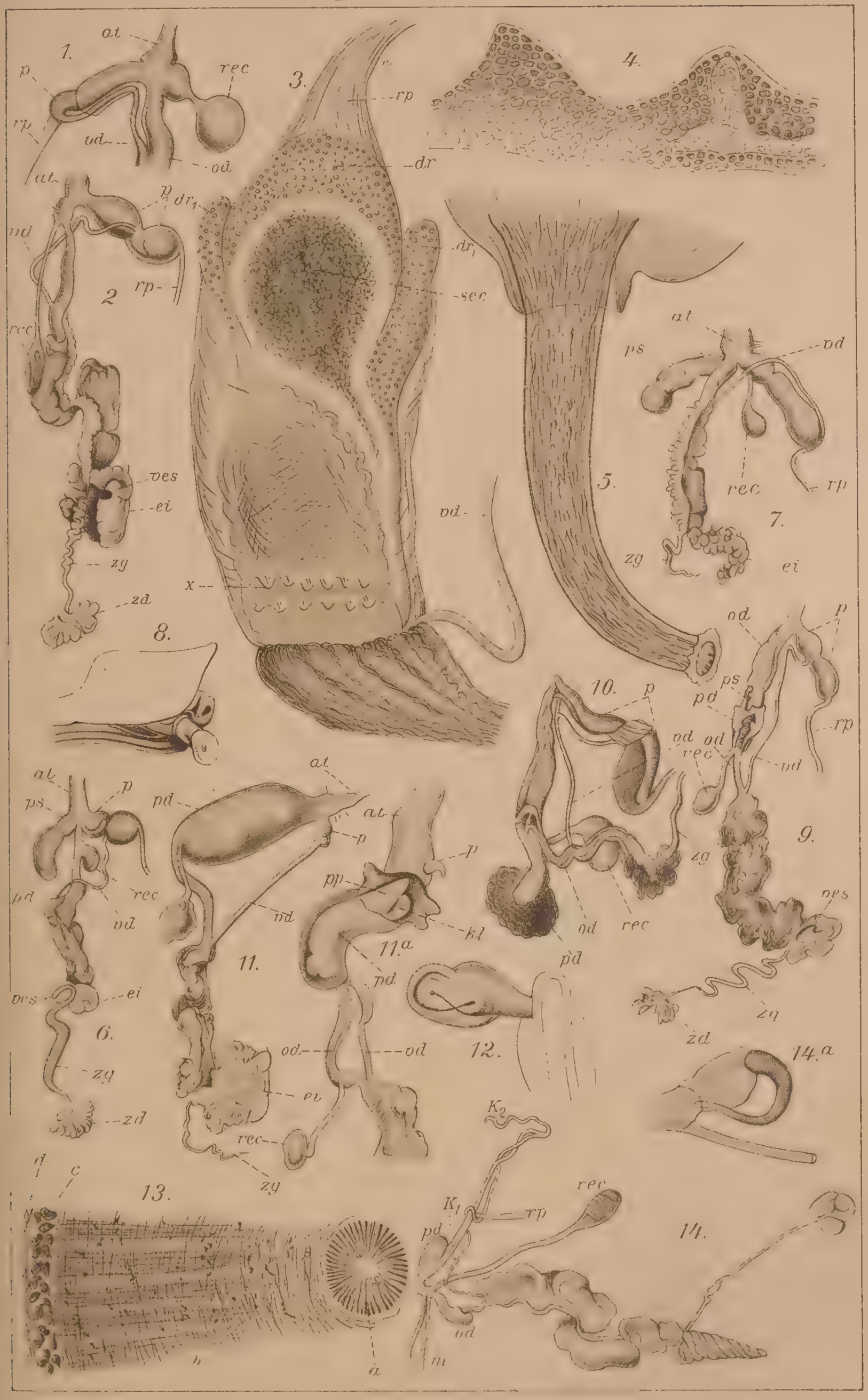
11a. Genitalendwege einer ebensolchen mit verkümmertem Penis, wobei der Samenleiter mit dem Oviduct in den Pfeilsack mündet; die Pfeildrüsenscheide ist geöffnet und zeigt neben der Pfeilpapille (*pp*) eine Klappe (*kl*).

12. Vorderende einer atlantischen Vitrina (*V. nitida* von Madeira) mit ausgestülptem Copulationsorgan.
13. Querschnitt durch die Pfeildrüse einer *Vitrina Lamarcki.* *a* Epithel. *b* und *d* Muskeln. *c* Drüsenzellen.
14. Geschlechtswerkzeuge von *Buettnerella Leuckarti.*

14a. Männliche Endwege derselben mit geöffneter Pfeildrüsenscheide, in der die Pfeildrüse liegt.

at Atrium genitale. *dr*, dr_1 Penisdrüse. *ei* Eiweißdrüse. k_1 und k_2 Kalksack. *kl* Klappe. *m* Muskeln am Atrium. *od* Oviduct. *p* Penis. *pd* Pfeildrüse. *pp* Pfeilpapille. *ps* Pfeildrüsenscheide. *rec* Bursa copulatrix. *rp* Penisretractor. *sec* Secret der Penisdrüse. *vd* Samenleiter. *ves* Befruchtungstasche. Reizpapillen im Penis. *xd* Zwitterdrüse. *xg* Zwittergang.

Nach Simroth.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXXII.

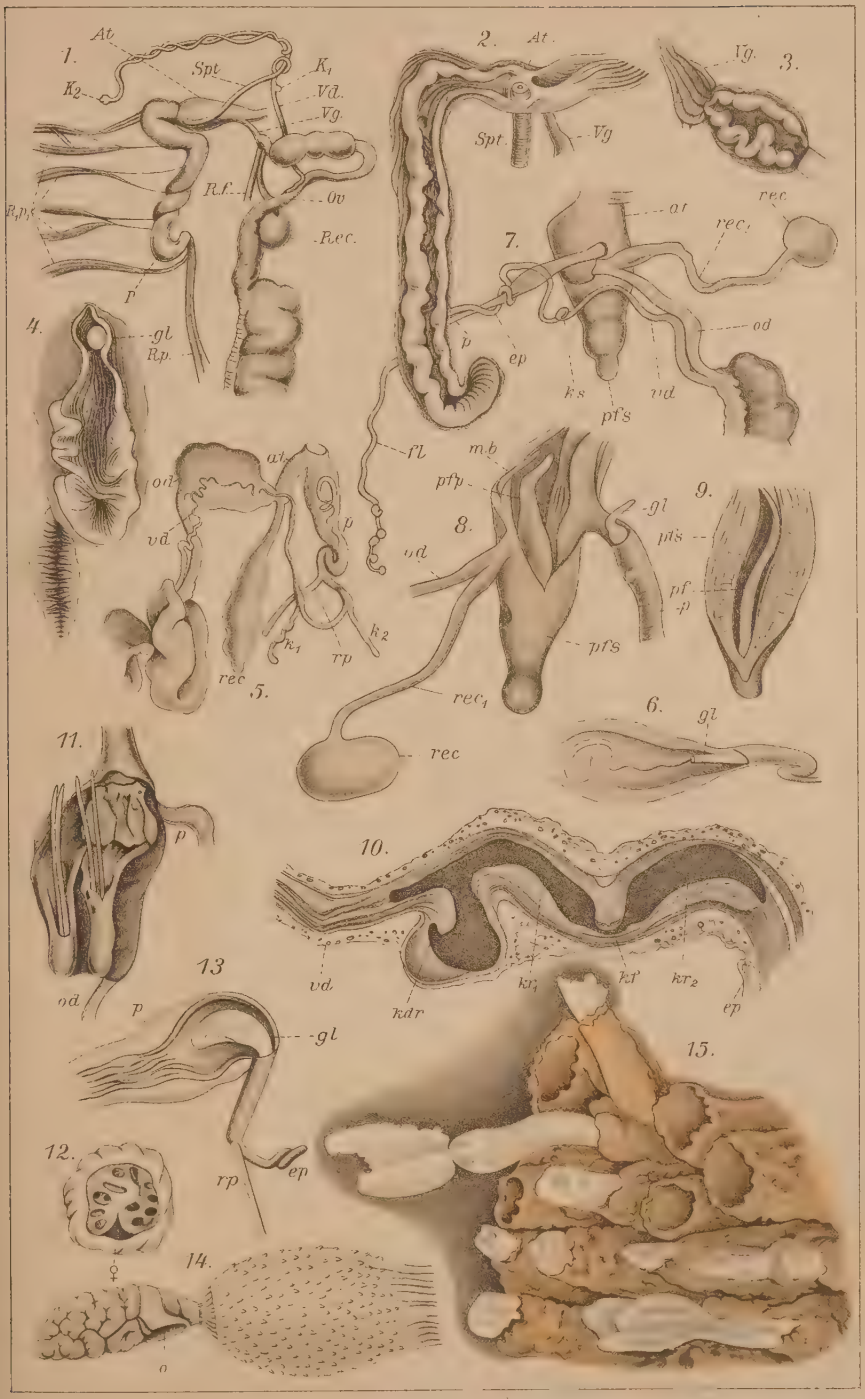
Geschlechtswerkzeuge von Urocycliden.

Fig.

1. Genitalendwege von *Urocyclus longicauda* (*Elisa bella Heyn.*).
2. Pfeildrüse desselben, geöffnet.
3. Vagina und Oviductdrüse desselben, geöffnet.
4. Pfeildrüse von *Urocyclus rufescens*, geöffnet.
5. Endwege von *Dendrolimax continentalis*, mit Spermatophore im Penis.
6. Penis desselben, mit der aus der Glans hervortretenden Spermatophore.
7. Genitalendwege von *Spirotoxon elegans*.
8. Deren distaler Teil, mit geöffnetem Pfeilsack.
9. Pfeilsack derselben Schnecke, geöffnet mit dem Pfeil.
10. Übergang des Samenleiters in den Epiphallus von *Spirotoxon Neumanni*, mit der Kalkdrüse und den Kalkreservoiren.
11. *Trichotoxon* (*Diplotoxon*) *Heynemanni*. Das geöffnete Atrium genitale zeigt zwei Pfeilsäcke mit je zwei Pfeilen.
12. *Trichotoxon* (*Polytoxon*) *robustum*. Halbvorgestülpter Pfeilsack von vorn. Unten die weibliche Öffnung, darüber ein Sieb, dessen Löcher je zwei Pfeilen zum Austritt dienen.
13. Penis von *Trichotoxon Neumanni*.
14. Der ausgestülpte Penis von *Trichotoxon robustum* mit der Glans.
15. Papillen und Kalkkörper aus der Wand der Penisscheide von *Trichotoxon robustum*.

at Atrium genitale. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum (= K_2). *gl* Glans des Penis (eigentlicher Penis). K_1, K_2 Kalksack. *kdr* Kalkdrüse. *kf* Kalkfilter. kr_1, kr_2 Kalkreservoir. *od*, *ov* Oviduct. *p* Penis. *pf* Liebespfeil. *pfl* Pfeilsack. *Rec*, *rec* Bursa copulatrix. rec_1 Bursagang. *R.f* weiblicher Muskel, Retractor vaginae. *Rp*, *rp* Penisretractor. R_1 p_1 Retractoren der Pfeildrüse. *Spt* Epiphallus (= *ep*). *vd* Samenleiter. *Vg* Vagina.

Nach Simroth.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXXIII.

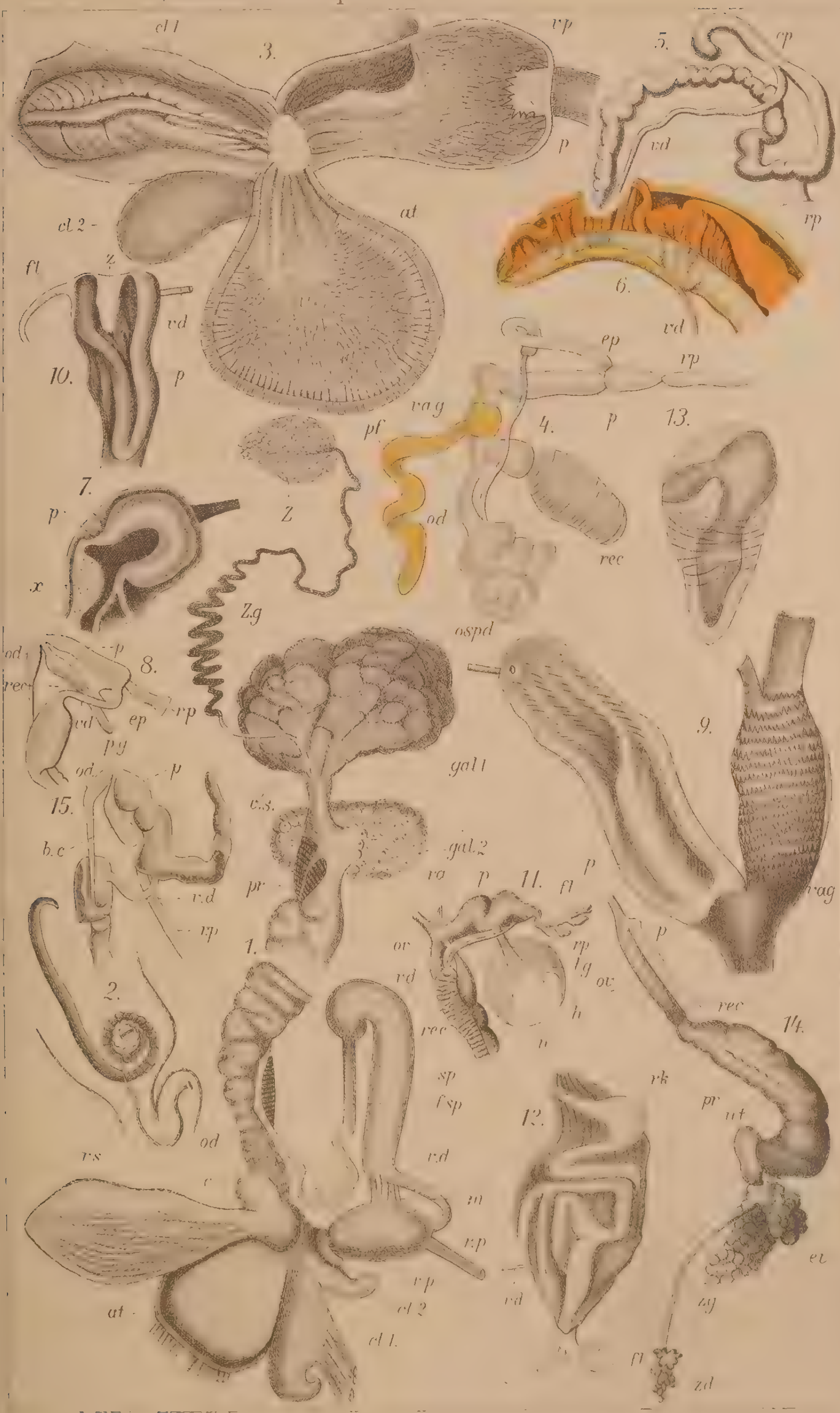
Geschlechtswerkzeuge von Limaciden.

Fig.

1—3. *Parmacella Olivieri.*

1. Genitalien unter Ausschaltung des langen mittleren Teiles des Spermoviducts. *at* Tasche des Atriums mit kurzen Retractoren. *c* Seitliche Ausstülpung des Bursaganges. cl_1, cl_2 Clitoristaschen (Pfeildrüsen). *f.sp* Proximale Hälfte des Epiphallus, in welcher der Endfaden der Spermatophore gebildet wird. gal_1 Eiweißdrüse. gal_2 Zweite Drüse, vermutlich zur Prostata gehörig. *m* Muskel zwischen Epiphallus und Penis. *od* Eileiter. *pr* Prostata. *rp* Penisretractor. *rs* Bursa copulatrix. *sp* Distale Hälfte des Epiphallus. *vd* Samenleiter. *vs* Befruchtungstasche. *Z* Zwitterdrüse. *Zg* Zwittergang.
2. Spermatophore in der Bursa; ihr Faden sitzt mit einer Endscheibe in der Wandausstülpung des Bursaganges (Fig. 1c) fest.
3. Endteile, geöffnet. *at* Tasche des Atriums mit Papillen im Innern. cl_1, cl_2 Clitoristasche; die große ist geöffnet und zeigt Falten und einen schlanken, fleischigen Reizkörper. *p* Penis (Glans). *vp* Penisscheide.
4. Genitalendwege von *Parmacella Levandri*. *ep* Epiphallus. *od* Eileiter. *ospd* Spermoviduct. *p* Penis. *pf* Pfeildrüse. *rec* Bursa copulatrix. *rp* Penisretractor. *vag* Drüsenring der Vagina.
5. und 6. *Limax graecus.*
5. Proximaler Teil des Penis.
6. Desssen oberstes Ende, geöffnet, mit der Crista.
   ep Blindende des Penis. *rp* Penisretractor. *vd* Samenleiter.
7. *Limax tenellus.* Penis geöffnet, mit Kammerfalte und Drüsenschwulst *x*.
8. *Limax caucasicus.* Genitalendwege.
   Bezeichnungen wie in Fig. 4.
9. *Limax flavus.* Penis und Vagina, geöffnet.
10. *Limax arborum.* Penis, geöffnet. *fl* Flagellum. *z* Zungenförmiger Reizkörper.
11. *Agriolimax agrestis.* Genitalendwege. *h* Herz. *lg* Zungenboden. *n* Niere. *ra* Retractoren des Atriums. Sonst wie in Fig. 4.
12. Penis derselben Schnecke, geöffnet. *fl* Flagellum. *rk* Reizkörper.
13. Schleimige Spermatophore derselben Schnecke. Der Innenkörper ist das Sperma.
14. Geschlechtswerkzeuge eines *Agriolimax laeris* mit verkümmertem Penis ohne Samenleiter. *ei* Eiweißdrüse. *pr* Prostata. *ut* Uterus oder der weibliche Teil des Spermoviducts.

Nach Simroth.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXXIV

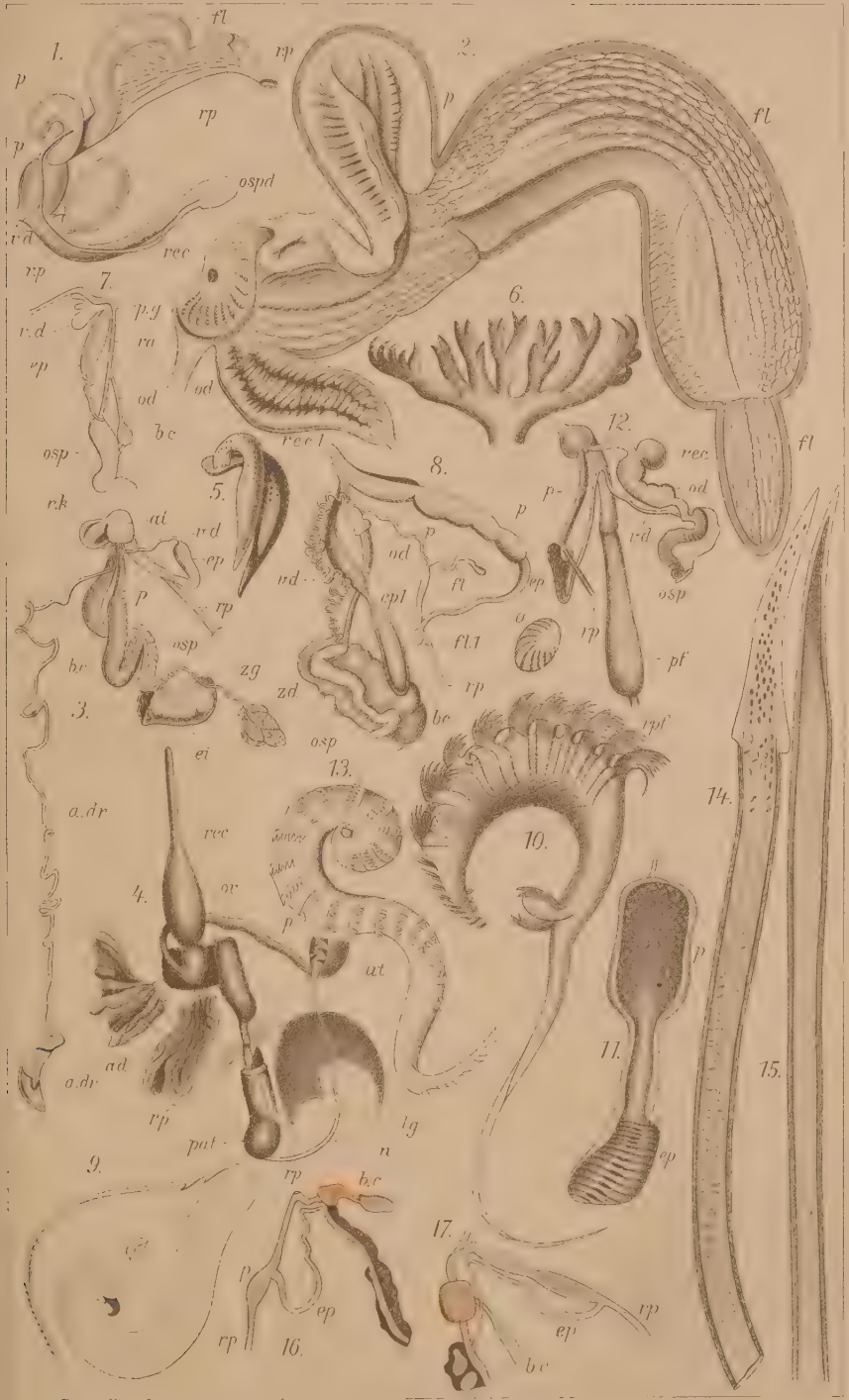
Geschlechtswerkzeuge von Vertretern der Limaciden und der Parmariongruppe und von Hyalina.

Fig.

1. Genitalendwege von *Paralimax gracilis*.
2. Genitalendwege von *Paralimax Brandti*, geöffnet.
3. Genitalapparat von *Amalia cypria*.
4. Genitalendwege von *Amalia carinata* (*A. Sowerbyi*).
5. Zwei Spermatophoren, von denen eine mit dem Kopf an der anderen befestigt ist. Aus der Bursa copulatrix von *Amalia*.
6. Einer der Dornen an der Spermatophore von *Amalia*, stärker vergr.
7. Genitalendwege von *Boettgerilla compressa*.
8. Genitalendwege von *Parmacochlea Smithi*.
9. Spermatophore derselben, vergr. Eingezeichnet ist dieselbe in nat. Gr.
10. Spermatophore von *Parmarion Weberi*.
11. Penis und Epiphallus derselben Schnecke, geöffnet.
12. Genitalendwege von *Parmarion Micholitzi*. Daneben in *a* ein Schrägschnitt durch den Epiphallus.
13. Spermatophore von *Microparmarion Fruhstorferi*.
14. Liebespfeil von *Microparmarion Boettgeri*.
15. Liebespfeil von *Microparmarion Fruhstorferi*.
16. Genitalendwege von *Hyalina atlantica*.
17. Genitalendwege von *Hyalina miguelina*.

a.dr Atriumdrüse (Pfeildrüse). *at* Atrium genitale. *b.c* Bursa copulatrix. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum. *lg* Lungenboden. *n* Niere. *od* Eileiter. *osp*, *ospd* Spermoviduct. *p* Penis. *pat* Epiphallus. *pf* Pfeildrüse. *p.g.* Geschlechtsöffnung. *rec* Bursa copulatrix. rec_1 Bursagang. *rp* Penisretractor. *rpf* Retractor der Pfeildrüse. *ut* Uterus. *va* Vagina. *vd* Samenleiter.

Nach Simroth.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Nach Figuren Pilsbrys würden sich in dieser Gruppe noch Aussackungen finden als Reste von Anhangsorganen.

Raublungenschnecken mit helixartiger Schale (Textfig. 204 *C*. XXXVII 12 und 13).

Pilsbry, Pace, Godwin-Austen, Woodward, Collinge und Beutler gaben Schilderungen von *Natalina*, *Paryphanta* und *Rhytida*, am eingehendsten der letztere (Textfig. 204 C).

Der Genitalporus verschiebt sich bei einzelnen nach rückwärts, doch in mäßigen Grenzen. Mit der Verlagerung hängt das wechselnde Verhältnis zum Columellaris zusammen. Bei *Paryphanta Hochstetteri* kreuzt der Penis die Retractoren beider rechten Tentakel nach Beutler, ein Fall, der wohl einzig dasteht. Und gerade eine Art derselben Gattung, *P. Edwardi*, hat die Öffnung fast bis zur Mitte nach dem Mantel zu verschoben nach Collinge, und *Rhytida Greenwoodi* selbst über diese Grenze hinaus.

Auch hier fehlen alle Anhänge, die letztgenannte Art hat nicht einmal eine Befruchtungstasche. Die Follikel der Zwitterdrüse ordnen sich in zwei Gruppen, deren Gänge sich erst zum Zwittergang vereinigen.

Das Atrium ist durchweg ganz kurz, man kann unter Umständen die männliche und weibliche Öffnung von außen erkennen. Und doch gibt es wesentliche Unterschiede. *Natalina* hat einen sehr langen Bursagang, die kuglige Bursa sitzt am Pericard. Bei *Rhytida* ist der Gang viel kürzer und erweitert sich kaum, und bei *Paryphanta* bildet die Bursa nur eine kaum abgesetzte muskulöse Tasche am Oviduct, in etwas wechselnder Höhe. Eigentümlich ist eine weitere Aussackung des Oviducts bei zwei *Natalina*-Arten; ein Blindschlauch steigt eine Strecke weit am Spermoviduct hinauf, von dem er sich nur auf Querschnitten unterscheiden läßt. M. Woodward vermutet in ihm einen vorläufigen Eierbehälter. Der Spermoviduct ist, wie bei den Raublungenschnecken schlechthin, durchweg ungespalten, der Uterusteil erweitert sich bei *Par. Hochstetteri* oben zu einem Divertikel, das indes bei gleicher Drüsenausstattung ohne Belang sein dürfte, wenn es nicht etwa die Aufgabe der hier fehlenden Befruchtungstasche übernimmt. Oviduct und Vagina, nicht weiter geschieden, tragen innen die gleichen Längsfalten.

Der männliche Abschnitt zeigt einige Differenzen. Das Vas deferens, verschieden, doch immer mäßig geschlängelt, steigt durchweg zum proximalen Ende des Penis auf, wo der Retractor ansitzt. Bei *Rhytida* aber scheint es einen eigenartigen Epiphallus zu bilden. Es schwillt unten zu einer Spindel an und steigt dann als Cylinder von der Stärke des Penis an diesem hinauf. Bei *Paryphanta* bleibt es in ganzer Länge eng. Die lange Rute ist entweder bandförmig flachgedrückt oder oben geschwollen. Bei *Natalina* bildet es vor dem Eintritt in den Penis eine kurze, weite Anschwellung, die man für einen Epiphallus halten möchte. Doch meint

Woodward, daß sie den eigentlichen auszustülpenden Penis berge. Distalwärts vom Retractor ist die innere Rutenwand, so weit untersucht, dicht mit Papillen besetzt. Eine untere Muskelscheide wird nirgends gemeldet. Deutet der Mangel auf das Vorwiegen der Copula über die Selbstbefruchtung? Die dunkle Färbung des Penis von *Par. Hochstetteri* würde dafür sprechen.

Histologisches (XXXVII 12 und 13).

Von Beutlers Angaben etwa folgendes: die getrennten Gänge der Zwitterdrüse bestehen aus einem Epithel, einer Muscularis und einer Adventitia von Leydigschen Zellen. Am Zwittergang verstärkt sich die Muscularis. Flimmerung setzt erst an seinem unteren Ende ein. Hohes Flimmerepithel trägt der gemeinsame Ausführgang der Eiweißdrüse mit eingeschalteten kleinen Zellen an der Basis, vermutlich Ersatzzellen. Es setzt sich scharf ab gegen das Drüsenepithel ihrer einzelnen Läppchen, das nur aus großen, secernierenden Zellen besteht, ohne Stützzellen dazwischen. Der weibliche Teil des Spermoviducts oder Uterus hat ein niedriges Epithel und die groben Schleimdrüsen, jede mit gesondert durchbrechendem Hals, zu Nestern geordnet darunter, die männliche Rinne oder der Samengang, in den sich die verzweigten Drüsensäckchen der Prostata öffnen, hat ein höheres Epithel nach unten zunehmend. Die Säckchen bestehen, wie die Eiweißdrüse, aus einem Drüsenepithel, jedoch mit Stützzellen dazwischen, und diese scheinen zu wimpern. Die Differenzierung ist also schärfer als bei *Daudebardia* (s. o.). Daß die Drüsenzellen verschieden aussehen je nach der Drüse, versteht sich von selbst. Der Anfangsteil des Spermoviducts über der Eiweißdrüse läßt die beiden Halbrinnen noch nicht erkennen. Sein Epithel ist von dem des Spermoviducts wie des Zwitterganges etwas verschieden, tingierbarer und wohl drüsiger Natur. Unter ihm liegen dichte Anhäufungen von Uterusdrüsenzellen, doch noch kleiner, konsistenter und ohne durchbrechende Zellhälse. Die Bursa trägt auf starker Muscularis sehr hohes Cylinderepithel, Oviduct, Vagina, Samenleiter und Penis haben niedrigeres, etwas wechselndes, nicht wimperndes Epithel und vorwiegend Ringmuskulatur. Drüsenzellen fehlen, dagegen sind im Penis und dem anliegenden Abschnitt des Samenleiters Pigmentzellen der Muskulatur selbst eingelagert.

Raublungenschnecken mit turmförmiger Schale. Streptaxiden s. l. (Textfig. 204 *A* und *B*).

Als jüngste Untersuchungen mögen die von Wiegmann an *Ennea* (*Edentulina* und *Acanthennea*), *Streptaxis* (*Eustreptaxis* und *Imperturbatia*), *Streptostele* (*Elma*) und *Priodiscus* genannt sein (Textfig. 204 A und B). Sie berücksichtigen die früheren von Pfeffer bereits. Thiele fügt einiges hinzu.

Die einzelnen Follikel der Zwitterdrüse gut getrennt oder in getrennte Gruppen geordnet, der Zwittergang im unteren Teile stark geknäuelt — Befruchtungstasche fraglich — Spermoviduct ziemlich kurz — Bursa rundlich mit langem Bursagang — der oberste Teil des Oviducts oder Uterushalses scheint durch seine Pigmentierung Drüseneinlagerung anzuzeigen, das innere Relief bildet auch hier netzartig verschmolzene Längsfalten — der Penis ist ein Schlauch, der in der unteren Hälfte von der Muskelscheide umfaßt wird. Der sekundäre Charakter dieser Scheide tritt hier klar hervor, denn der Samenleiter dringt zwischen Muskelscheide und Penisschlauch ein bis zum unteren Penisrande, wo er sich um 180° zurückschlägt, um am Penis wieder heraufzuziehen und in dessen oberes Ende neben dem Retractor zu münden. Ein Epiphallus wird nicht gebildet. Bei einer *Elma*-Form verlängert sich der Penis beträchtlich, und der obere Teil schwillt an, um sich nach unten stark zu verjüngen, noch immer außerhalb der Muskelscheide, in welche das Vas deferens in normaler Weise eindringt. Die Abweichung beruht also nicht auf Verschiebung während des Gebrauches, sondern ist typisch für die Art. Das Penisrohr trägt innen verhornte, oft gebogene und einseitig gekämmte Reizpapillen, die sich auch zu zwei vereinigen können, je nach den Arten. Bei *Ennea exogonia* schließen sie sich nach Thiele selbst zu Dornenreihen zusammen, ähnlich wie bei der Ligula von *Anadenus* (s. o.) Der Penisretractor, nicht diaphragmatisch, sondern ein Ast des Columellaris, kreuzt sich nicht mit dem Penis. Man kann das ebenso gut auf seinen abweichenden Ursprung zurückführen als auf die Lage der Geschlechtsöffnung, die in verschiedenem Maße gegen den Mantel hin verschoben ist. Das Atrium bleibt auch hier kurz, ebenso fehlen alle Anhangsorgane. Viviparität wurde bei einer Spezies beobachtet.

Das Wichtigste scheint bei den Streptaxiden die Ausstattung des Penis mit hochentwickelten Reizpapillen zu sein, die wohl auf regelrechte Copula hinweisen.

Pseudosubulina hat in den allgemeinen Umrissen nach Wiegmann Besonderheiten, indem der Samenleiter fast gestreckt zu einem ganz kurzen, runden Penis herabsteigt, dem eine auffallend lange und dicke Vagina gegenübersteht.

Apera (*Chlamydophorus*).

Von zwei Arten der eigentümlichen südafrikanischen Gattung (*A. natalensis* und *Burnupi*) gab Collinge übereinstimmende Beschreibungen. Die Vereinfachung ginge danach beinahe noch weiter. Denn der Spermoviduct spaltet sich in den langen Oviduct und einen ebensolchen, parallel ziehenden männlichen Gang, der, oben bereits wenig enger als der Eileiter, in der unteren Hälfte etwas anschwillt. Der obere Teil kann als Samenleiter, der untere als Penis gelten. Ein Unterschied läßt sich um so weniger feststellen, als ein Penisretractor fehlt. Ja bei

A. natalensis ist der ganze Schlauch oben am weitesten und verjüngt sich gleichmäßig in der unteren Hälfte. Das Atrium ist kaum angedeutet. Unten sitzt dem Oviduct eine gestielte Bursa an, deren Gang ebenso anschwillt, wie die Bursa selbst. Leider ist den Beschreibungen gegenüber Vorsicht am Platze, denn ein Paar Jahre später hat der Autor nochmals die Genitalien von *A. Burnupi* abgebildet und beschrieben. Hier aber ist ein langer, schlanker Penis, sogar mit einem minimalen Flagellum, offenbar in rudimentärem Zustande vorhanden, und auch ein langer Penisretractor fehlt nicht. Somit muß man auch der Schilderung der *A. natalensis* skeptisch gegenüberstehen.

Schizoglossa (Textfig. 204 *D*).

Auch die Neuseeländerin aus den Schätzen des britischen Museums zu untersuchen, war Collinge vergönnt. Die Vereinfachung geht hier am allerweitesten. Von der Zwitterdrüse bis zum Spermoviduct verläuft alles normal. Die Spaltung ergibt einen sehr weiten Oviduct, der gestreckt zum kurzen Atrium verläuft, und einen parallelen engen männlichen Gang, der ganz unten etwas zum Penis anschwillt und hier wenigstens einen Retractor trägt. Eine Bursa fehlte bei den verschiedenen daraufhin untersuchten Individuen. Schade, daß wir über das Innere dieser interessanten Formen nicht unterrichtet sind. Korrektheit der Umrisse betont Collinge Hedleys älterer Beschreibung gegenüber.

Über *Rathouisia* s. *Atopos* s. o. bei den Soleoliferen (S. 515). Als Raublungenschnecke kann die Form hier ihren Platz beanspruchen, und sie nimmt ihn mit Recht ein, da die Pfeildrüse bei ihr noch nicht in den Dienst der Fortpflanzung getreten ist, sondern als Simrothsche oder Lippendrüse ein paariges Organ bildet im Dienste des Nahrungserwerbs (oder vielleicht der Verteidigung).

Übersicht.

So homogen die Raublungenschnecken nach ihren Genitalien zunächst erscheinen, so kommt doch die Einheitlichkeit wohl allein vom Wegfall der Anhangsorgane, von denen nur bei *Streptostyla* und amerikanischen Glandinen einige Reste bleiben. Im übrigen herrschen viele Differenzen. Gemeinsam dürften etwa folgende Merkmale sein:

Die Zwitterdrüse zerfällt in einzelne gut getrennte Follikel,

der Spermoviduct spaltet sich höchstens auf eine kurze Strecke, so daß eine freie Prostata entsteht,

der Penis bildet einen einfachen Schlauch, ohne Glans, ausgenommen vielleicht bei *Natalina* (s. o).

Die Differenzen prägen sich etwa in folgendem aus:

Eine Befruchtungstasche ist vorhanden oder fehlt,

das Atrium kann lang oder kurz sein oder selbst fehlen, je nach den Gruppen,

die Bursa, stets ohne Divertikel am Gang, setzt in verschiedener Höhe ein, bald ist sie kurz, bald lang gestielt, bei *Schizoglossa* fehlt sie.

Der Samenleiter bildet bald einen Epiphallus, bald behält er sein enges Kaliber, bald verjüngt er sich. Meist schlängelt er sich und läuft erst bis in die Höhe des Genitalporus, um dann am Penis aufzusteigen. Bei *Apera* und *Schizoglossa* zieht er, zum Penis erweitert, in geradem Verlauf dem Eileiter parallel.

Der Penis ist bald ein einfacher Schlauch, bald ist er oben sackförmig erweitert, bald hat er unten eine sekundäre Muskelscheide, bald fehlt sie. Innen kann er glatt sein oder Reizpapillen tragen, fleischige oder kompliziert conchinöse; oder er führt Längswülste, darauf ein kalkiger Ritzer.

Der Penisretractor entspringt bald gesondert vom Diaphragma, bald von der Körperwand, bald ist er ein Ast des Spindelmuskels, bald fehlt er. Sein wechselndes Verhalten zu den rechten Tentakeln hängt wohl mit der Lage der Genitalöffnung zusammen, die sich beträchtlich nach hinten verschieben kann. Kreuzung findet nicht nur mit dem rechten Ommatophoren, sondern selbst mit beiden rechten Fühlern statt.

Die Spermatophore, soweit bekannt, bleibt immer glatt, doch läuft sie bald in einen Endfaden aus, bald fehlt dieser.

Selbst die Histologie bietet verschiedene Differenzen.

Hierzu kommen noch als Besonderheiten mindestens

der Verbindungsgang zwischen Penis und Bursagang bei manchen Testacellen,

der Blindschlauch am Oviduct von *Natalina*.

Bei näherem Zusehen löst sich somit die scheinbare Homogenität in eine Reihe von teilweise tiefgreifenden Unterschieden auf. Sie wird verstärkt durch die mancherlei Einrichtungen, die auf Selbstbefruchtung abzuzielen scheinen.

Selbstbegattung und Selbstbefruchtung.

Selbstbegattung scheint nur möglich bei Schnecken mit getrennter männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung. Sie ist entsprechend bei *Limnaea* beobachtet (s. o.). Plate vermutet sie bei Oncidien (s. o).

Selbstbefruchtung ist mehrfach angenommen worden von Braun, Plate, mir u. a. In diesem Sinne nahm man die verschiedenen inneren sekundären Verbindungswege (s. o.). Entscheidend schien mir das Vorkommen mehrerer Spermatophoren im Epiphallus und Penis kaukasischer Raublungenschnecken (s. o.). Den Vermutungen steht jetzt Künkels positiver Nachweis gegenüber (l. c.). Ihm ist es geglückt, unsere einheimischen Arioniden und Limaciden vom Ei an isoliert aufzuziehen und zur Fortpflanzung zu bringen. Zu diesem experimentellen Beweis führt er aber noch einen histologisch-physiologischen bei *Arion empiricorum*. Hier werden, wie er zeigt, bei der Copula in der Spermatophore normale

Spermien übertragen. Diese verlieren aber in der Bursa durch Resorption ihre Schwänze, und in dieser Sekundärform vollziehen sie die Befruchtung der Eier in der Befruchtungstasche. Bei der Fortpflanzung einer isolierten Schnecke gelangen ebenfalls normale Zoospermien aus dem Epiphallus, aber frei ohne Spermatophorenbildung, in die Bursa, sie verlieren ebenso ihre Schwänze und vollziehen nunmehr in der Befruchtungstasche die Befruchtung der Eier. Hier ist also der Beweis mit aller wünschenswerten Schärfe geliefert. Gleichzeitig ergeben sich aber noch verschiedene Folgerungen. Einmal wird es endlich verständlich, warum die Spermien nicht gleich im Zwittergange die Eier befruchten, wenn die weibliche Reife eingetreten ist; sie bedürfen erst der Nachreife in der Bursa. Sodann wird bewiesen, daß die Spermatophorenbildung erst durch die Erregung des Vorspiels eingeleitet und bedingt wird.

Der letzte Punkt bedarf vermutlich einer Einschränkung. Die erwähnten mehrfachen Spermatophoren im Penis der Raublungenschnecken und im abnorm verschlossenen Atrium bei einem Urocyclus (s. o.) machen es unwahrscheinlich, daß auch hier die Abscheidung vom Vorspiel abhängig ist. Stellen sie Ausnahmen dar?

Endlich ist noch Künkels Nachweis von entsprechendem Werte, daß die Selbstbefruchtung bei den Heliciden (*Helix pomatia, Campylaea*) ausgeschlossen ist; sie pflanzen sich nur nach erfolgter Copula fort. Vermutlich wird man den Schluß nicht auf die Gehäuseschnecken schlechthin ausdehnen dürfen (s. u.).

d) Übersicht. Allgemeine Schlußfolgerungen.

Der Versuch, ein allgemeines Bild von der Entstehung und Umbildung der Geschlechtswerkzeuge zu entwerfen, scheint mir, bei aller Unsicherheit im einzelnen, nicht mehr aussichtslos. Die zweifelhaften Punkte sollen besonders betont werden. Bereits in den Vorbemerkungen zu diesem Abschnitt habe ich meine allgemeine Auffassung skizziert. Sie bedarf jetzt näheren Eingehens und, womöglich, biologischer Begründung.

Zwitterdrüse und Zwittergang.

Der Lagerungswechsel der Zwitterdrüse in der Leibeshöhle, ob — in der Regel — in der Leber verborgen oder — wie besonders bei den Janelliden — vor dieser, hat mit den Genitalorganen selber nichts zu tun und bleibt für sie ohne Folgen. Der Grund liegt in anderen Organen.

Der verschiedene Zusammenschluß der zahlreichen Follikel erscheint bis jetzt von untergeordneter Bedeutung. Die Frage dagegen, ob jeder Acinus von Anfang an hermaphroditisch war, scheint verneint werden zu dürfen. Vielmehr deutet *Amphibola* mit der Lokalisierung der männlichen und weiblichen Keimzellen auf verschiedene Seiten an, daß die Acini

ursprünglich durch Verschmelzung getrennter männlicher und weiblicher Drüsen, wie sie den Turbellarien zukommen, entstanden.

Die gleiche Verschmelzung gilt wohl für den Zwittergang, da sein Anfangsteil bei *Chilina* auf der einen Seite wimpert, auf der anderen nicht. Die erstere dürfte die männliche sein. Der Unterschied verschwindet, sobald der Gang sich zu Samenblasen erweitert. Das tritt bald und unregelmäßig ein bei Basommatophoren. Allmählich regelt sich's, die Vesiculae seminales ordnen sich dicht nebeneinander. Meist rücken sie an das unterste, wesentlich verjüngte Ende des Zwitterganges.

Befruchtungstasche.

Mit dieser Stellung der Samenblasen beginnen die Unklarheiten, zum guten Teil wohl wegen der Unvollkommenheit der Untersuchungen. Nicht selten, bei Arioniden z. B., fehlen Samenblasen ganz, und ihre Stelle wird ersetzt durch Aufstauchung des hier zugleich erweiterten Zwitterganges zu einer Schlinge. Die meisten, namentlich die älteren Beschreibungen kennen den Begriff noch gar nicht und achten nicht auf das Organ, das nicht immer so groß wird, wie bei manchen Oncidiiden und Janelliden, sondern bei reifen Tieren meist in der Eiweißdrüse verborgen ist. Hier und da, bei *Succinea* namentlich, erscheint die Vesicula in Form mehrerer Blindsäckchen, und bei manchen Zeichnungen wird eine Zusammensetzung durch die Konturen angedeutet. Wahrscheinlich dienen diese Vesiculae ursprünglich als Samenblasen, wobei es kaum sich entscheiden läßt, ob für eigenes oder fremdes Sperma. Vermutlich wird man annehmen dürfen, daß das Sperma beim Herabgleiten im Zwittergang nicht in die Samenblasen eintritt, sondern von unten heraufsteigen muß.

Somit wären diese Blasen nicht die Befruchtungstasche selbst, sondern nur noch Reste, die dem obersten Ende des Spermoviducts anhängen. Dieses Ende, bei niederen Formen kaum weiter als der Zwittergang, dürfte die eigentliche Befruchtungstasche sein. Bei *Succinea* liegt der Unterschied klar; in anderen Fällen dagegen scheinen die Samenblasen mit dem oberen Ende des Spermoviducts durch eine gemeinsame Bindegewebshülle zusammengehalten, so daß ein nach dem äußeren Umriß einheitliches Organ herauskommt, so bei unseren Pentatänien.

Da ist es auffallend genug, daß nur der größere Hohlraum der Blase Sperma aufgespeichert hat, zu dem nachher bei der weiblichen Reife die Eier treten, um befruchtet zu werden, daß aber die mehrfachen Blindschläuche in der Wand, die ursprünglichen Vesiculae seminales, leer erscheinen. Haben sie ihre Funktion gewechselt und sind drüsig geworden? Histologische Umwandlung ist kaum nachgewiesen.

Somit sind wir über den Ort der Befruchtung wenigstens bei *Helix* klar und schließen von hier aus auf die übrigen, daß auch bei ihnen der Beginn des Spermoviducts den Ort darstellt, wo das Ei befruchtet wird und die Entwicklung beginnt. Damit fällt aber die Bezeichnung Vesicula

weg für Aussackungen, die bei einigen Basommatophoren viel weiter unten liegen.

Spermoviduct.

Als physiologische Notwendigkeit erscheint nach der ganzen Sachlage bloß das Ende des Spermoviducts, welches genügt, um aufgestiegenes fremdes Sperma mit den herabkommenden Eiern in Verbindung zu bringen und die erste Pflege des befruchteten Eies in den mütterlichen Körper zu verlegen. Die ursprüngliche Genitalöffnung war das untere Ende des Zwitterganges, mit dem Spermoviduct beginnt eine sekundäre Einstülpung. Die Tatsache folgt aus der histologischen Struktur, denn jetzt setzt jener Aufbau ein, den Thiele als charakteristisch nachwies für ectodermale Natur, d. h. die Durchsetzung der Drüsenzellen mit Stützzellen als Reste eines normalen Epithels.

Fraglich bleibt es, wie der erste Spermoviduct zustande kam; wog die mütterliche Tendenz vor, den befruchteten Eiern für ihre Entwicklung nach der Ablage Vorrat und schützende Schale mitzugeben? Oder wurde die Einstülpung von außen her mechanisch bewirkt durch den Druck des Penis, der bei der Copula in den Zwittergang als den ursprünglich nach außen führenden Geschlechtsweg einzudringen suchte? Da dessen unterster Abschnitt, wie bei allen Schläuchen, die nur zu Zeiten bestimmten Inhalt nach außen entleeren, durch sphinkterartige Muskulatur verschlossen war, so trieb er die äußere Haut vor sich her und bewirkte deren Einstülpung, entweder so, daß sie auf den Genitalporus in direkter Richtung eindrang und diesen genau in den Hintergrund des Sackes verlegte, oder er wurde aus dieser Linie abgelenkt, wobei es wieder auf den Grad dieser rein mechanischen Verschiebung ankam. War die Ablenkung geringer, so entstand eine Tasche, in welche der Zwittergang nicht central, sondern in der Seitenwand einmündete, und die Tasche als Blindsack darüber hinaus ragte; war die Ablenkung stärker, so wurde eine Tasche gebildet, die nur ganz unten mit dem Zwittergang zusammenhing, im übrigen jedoch neben ihm lag. Es wären also drei Fälle möglich, und sie scheinen alle drei ihre anatomische Berechtigung zu haben.

1. Ein eingestülpter Schlauch, in den apical der Zwittergang mündet, führt zu allen jenen Schnecken, bei denen der Zwittergang sich vom Spermoviduct nur durch verschiedene Weite und Wandstruktur unterscheidet, aber weder Befruchtungstasche, noch Samenblasen erkennen läßt.

2. Der zweite Fall, d. h. die Einstülpung, unterhalb von deren Blindende sich der Zwittergang öffnet, betrifft die große Masse der Stylommatophoren, denn das Blindende ist die Befruchtungstasche selbst.

3. Im dritten Fall würde der Zwittergang selbst gar nicht beeinflußt, aber er trüge an seinem unteren Ende die erste Bursa copulatrix. Ob dieser Fall vorkommt, etwa bei marinen Basommatophoren, scheint un-

gewiß, solange wir nicht von allen die histologische Struktur des Geschlechtsganges genau kennen und zu entscheiden vermögen, ob sich die Drüsen seiner Wand ohne oder mit epithelialen Stützzellen entwickelt haben.

Für die anderen Fälle und das Prinzip der Bursabildung stoßen wir auf zahlreiche Beispiele und Modifikationen (s. u.). Für den zweiten Fall, d. h. die Entstehung des Spermoviducts durch mechanische Einstülpung bei der Begattung, dürfte namentlich *Placostylus* beweisend sein. Denn es ist kein Zufall, daß hier die Bursa copulatrix gerade bei der Spezies fehlt, die am weitesten vom ursprünglichen Schöpfungsherd abgedrängt wurde (im Sinne der Pendulationstheorie), bei der neuseeländischen nämlich, d. h. der ältesten. Die Bursa der übrigen Arten des Genus ist eine Neuerwerbung, auf Grund desselben Prinzips gewonnen (s. u.).

Die weitere Entwicklung des Spermoviducts ist insofern etwas unklar, als sich nicht recht bestimmen läßt, wie die Scheidung der männlichen Wege zustande kommt. Das Wahrscheinliche ist wohl, daß anfangs ein einheitlicher Schlauch gebildet wurde, nur mit verschiedener Drüsenausstattung in eine männliche und weibliche Hälfte zerlegt, daß dann die Scheidung schärfer wurde, indem durch Vergrößerung der inneren Oberfläche an der Grenze des männlichen und weiblichen Materials die beiden Hälften sich schärfer abschlossen, und daß endlich derselbe Weg zum völligen Abschluß und zur völligen Trennung in einen männlichen und einen weiblichen Schlauch führte. Aber es fragt sich, ob das die normale, heute noch fortwirkende Tendenz ist, denn wir finden die Trennung am meisten und häufigsten durchgeführt bei altertümlichsten Formen, Basommatophoren, Soleoliferen und Janelliden. Die letzteren zeigen alle Übergänge, ja innerhalb derselben Gattungen stehen sich Arten mit einheitlichem Spermoviduct und solche mit getrennten Wegen gegenüber. Bei den höchstentwickelten Stylommatophoren, den Heliciden und Limaciden, bleibt der Schlauch einheitlich, höchstens *Limax maximus* zeigt in der distalen Hälfte beginnenden Zerfall.

Die Verlängerung des Spermoviducts schlechthin läßt sich leicht verstehen, sie hat mit der Copula weiter nichts zu tun, sondern hängt mit der Ausbildung seiner Wanddrüsen und mit deren Gliederung auf der weiblichen Seite zusammen, auf die wir gleich zurückkommen.

Wohl aber ist noch ein Punkt zu erwähnen, der mit der Längsgliederung des Schlauches zusammenhängt. Wenn wir mit der eben vertretenen Anschauung, daß der Schlauch ursprünglich einfach war und sich nachher spaltete, wohl die nächstliegende Deutung gefunden haben, so scheint doch auch der umgekehrte Weg an derselben Stelle eingeschlagen zu sein, bei der

Bursa

nämlich. Wir wissen, daß bei den höchsentwickelten Heliciden der Bursagang meist ein langes Divertikel hat, entlang am Spermoviduct, mit

dem Blindende unmittelbar am Eintritt der Eiweißdrüse, d. h. am obersten Ende des Ganges und bisweilen mit diesem in freier Kommunikation. Die Deutung, daß dieses Divertikel anatomisch und ontogenetisch mit dem Spermoviduct zusammenhängt und durch Abspaltung aus ihm entsteht, gilt als gesichert. Das gleiche gilt bei diesen Formen für die Bursa selbst, auch sie bildet als solider Strang einen Teil des einfachen Genitalschlauches, und bei Formen, wo der Bursagang so lang ist, daß die Bursa mit der Befruchtungstasche bis an das Diaphragma reicht, kann man die gleiche Ableitung machen. Hier wäre zu entscheiden, ob anfangs gleichfalls eine nachher sich schließende Kommunikation bestände und damit ursprüngliche Triaulie bedingte, im Sinne v. Iherings. Bei Verkürzung des Bursaganges ist die Wahrscheinlichkeit dieser Ableitung schon geringer. Vielleicht deutet der Auszug der Bursa zu einem Blindzipfel, wie er wiederholt, z. B. für *Arion circumscriptus* zu melden war, noch in solcher Richtung, man könnte ihn als Rest des Ganges betrachten, der von obenher sich geschlossen hätte und verschwunden wäre. Ja selbst das gewöhnliche Verhalten, wonach der Fundus der Bursa durch einen Mesenterialstrang am Spermoviduct festgehalten wird, kann man in gleichem Sinne nehmen. Demnach dürfte der Ausgangspunkt falsch sein; denn es ist gar zu auffallend, daß ein langer Bursagang weit mehr bei hochentwickelten Formen vorkommt, als bei altertümlichen, noch mehr das Divertikel. Kein Basommatophor scheint es zu besitzen, Janelliden, Arioniden, Vitriniden, Zonitiden, Limaciden und Verwandten fehlt es wohl durchweg. Allerdings steht dem gegenüber, daß bei altertümlichen beschalten Stylommatophoren, als welche die Clausiliiden und Pupiden doch zu gelten haben, ein langes Divertikel sporadisch vorkommt oder fehlt, oft bei den nächsten Verwandten. Bei den Heliciden hat es die wechselndste Länge, abermals innerhalb engster Sippen. Vielleicht liegen hier in der Tat verschiedene Entwicklungswege vor in der Stammesgeschichte. Die Basommatophoren und Nacktschnecken machen durchaus den Eindruck, als habe sich die Bursa von einer sitzenden Form aus gebildet, unter allmählicher Verlängerung des Ganges und immer stärkerer Anlehnung an den Spermoviduct, auch ontogenetisch, doch ohne Kommunikation am oberen Ende; und die Heliciden scheinen sich dieser Entwicklungsrichtung anzuschließen. Anders die Clausilien und Pupen. Hier paßt wohl die Annahme ursprünglicher Triaulie besser zu den Tatsachen, da das Divertikel, wenn es da ist, auch jedesmal mindestens die Länge des Spermoviducts hat. Freilich fügt sich umgekehrt das sprunghafte Verschwinden des Divertikels, ohne Hinterlassung von Rudimenten, schwer in gewohnte phylogenetische Logik. Möglich, daß hier vielmehr eine physiologisch-biologische Ursache vorliegt, Neigung zu Selbstbefruchtung nämlich (s. u.). Dann wäre das Divertikel durchweg eine sekundäre Erscheinung.

Das gleiche gilt wohl auch von den distalen Verbindungen zwischen

der Bursa und dem männlichen Weg, mit dem Penis bei *Zonitoides* und einigen Testacellen, mit dem Vas deferens bei den Vaginuliden. Auch sie müssen als sekundäre Erwerbungen gelten, die sich ontogenetisch aus einem einheitlichen Genitalschlauch, der sich nachträglich in verschiedener Weise spaltet, leicht erklären lassen.

Das untere Ende des Spermoviducts

läßt sich oft schwer feststellen. Leicht gelingt es etwa bei marinen Basommatophoren oder bei *Daudebardia* (*Libania*) *Saulzyi*, d. h. da, wo kein Atrium genitale angelegt ist, oder bei *Parmacellilla*, wo die verschiedenen Wege, Bursagang und Oviduct, unmittelbar nebeneinander dem oberen Ende des Atriums aufsitzen. Auf der männlichen Seite ist die Grenze überhaupt verwischt, wenigstens überall da, wo sich der Samenleiter verlängert am Penis hinaufzieht. Hier zeigen nur wenige das ursprüngliche Verhalten, namentlich *Limacopsis* und *Gigantomilax*, bei denen das Vas deferens in geradem Verlaufe zur Geschlechtsöffnung oder zum Atrium zieht. Bei anderen läßt sich's erschließen, und da leistet die Abnormität der *Helix pomatia*, bei der neben den normalen Genitalorganen auf der rechten Seite ein Penis auf der linken entwickelt war, zuverlässigen Dienst. Wenn hier die linke Rute ihren Samenleiter hatte bis zur Basis hinunter, wo er blind geschlossen war, so beweist das, daß auch auf der rechten die Grenze zwischen proximalem, zum Spermoviduct gehörigem und distalem, vom Penis aus gesproßtem Samenleiter unten an der Wurzel der Penis neben der Geschlechtsöffnung liegt. Das gilt aber keineswegs für alle Fälle (s. u.). — Auf der weiblichen Seite enstehen sofort Schwierigkeiten, wenn der Bursagang von der Geschlechtsöffnung entfernt in den Oviduct mündet, und damit dessen unterer Teil zur Vagina wird. Man wird geneigt sein, die Mündungstelle des Bursaganges oder „Blasenstiels" als untere Grenze des Spermoviducts zu nehmen, und die liegt oft weit genug vom Genitalporus entfernt. Aber schon Pfeffer fiel es auf, daß hier eine klare Bestimmung unmöglich ist wegen der wechselnden Weite und Struktur der Gänge: bald erscheint der obere Teil des Oviducts, der „Uterushals", bald der Bursagang als die obere Fortsetzung der Vagina. Mit anderen Worten: die Grenze verwischt sich, indem die Struktur der Vagina bald auf den einen, bald auf den anderen Gang übergreift. Die Vagina aber kann nur als eine Ausstülpung des Atriums gedeutet werden (s. u.).

Der Drüsenbesatz des Spermoviducts.

Siphonaria zeigt etwa die ursprüngliche Auskleidung, wimperndes Cylinderepithel mit eingestreuten secretorischen Becherzellen, Ring- und Längsmuskeln treten in der Hülle in verschiedenem Maße hinzu.

Wichtig erscheint besonders der Wechsel des histologischen Bildes bei der Erweiterung des Drüsenschlauches, wofür sich wenigstens einige Angaben finden.

Der weibliche Gang, Oviduct.

Beim zusammenhängenden Spermoviduct bleibt die Drüsenkrause der weiblichen Seite in ihren Umrissen mehr weniger gleichmäßig, so daß nur die Eiweißdrüse schärfer abgesetzt ist, die wohl überall sich als gesondertes Organ erweist. Freilich sind wohl in den einzelnen Abschnitten Differenzen vorhanden, die mit der Ausstattung der Eier (s. u.) zusammenhängen, sich aber zumeist nur durch verschiedene Tingierbarkeit der Drüsenzellen nachweisen lassen. Anders bei völlig gelöstem Oviduct. Die Janelliden zeigen da mancherlei Sonderungen schon äußerlich an, indem besondere Drüsenkomplexe seitlich hervorsprossen. Bei den Vaginuliden verlängert sich der Oviduct zu einem spiral aufgewundenen Gang, bei Oncidien zu zwei oder drei solchen zusammengeknebelten Spiralgängen, bei *Oncidiella* kommen noch andere Drüsenausstülpungen dazu. Am weitesten aber geht die Zerlegung bei den aquatilen Basommatophoren. Die geringen Unterschiede der weiblichen Seite oder des „Uterus" von Schnecken mit geschlossenem Spermoviduct finden hier ihren scharfen Ausdruck in der Zerlegung des Schlauchs in mehrere, bis drei, gesonderte Abschnitte oder Säcke, vermutlich weil der Schleim, die indifferente Grundlage der Secretion, in wechselndem Grade im Wasser aufquillt. Dem so gebildeten voluminösen Laich (s. u.) entspricht das Volumen der weiblichen Drüsen.

Die Eiweißdrüse behauptet nun ihre Stellung am obersten, innersten Punkt des Spermoviducts auch durch ihre histologische Struktur. Zwar im allgemeinen besteht auch sie aus großen, schließlich riesigen subepithelialen Drüsenzellen, die, zu Gruppen geordnet, das Epithel der einzelnen Läppchen bis auf Reste verdrängen, so daß nur noch kümmerliche Stützzellen zwischen den Drüsenhälsen erhalten bleiben, während die Zellkörper — ohne Hinterlassung einer sicheren Grenzmarke — sich subepithelial erweitert haben, bei *Paryphanta* aber zum mindesten bleibt der einfache Epithelcharakter gewahrt, doch ohne Differenzierung in Stütz- und Secretzellen. Vielmehr werden sämtliche Epithelzellen zu großen Drüsenzellen, unter Wahrung der basalen Grenzlinie.

Dieselbe Schnecke zeigt dann die eigentliche Spermoviduct- oder Uterusdrüse als typische, subepitheliale Anhäufungen unter dem Epithel, das von den Hälsen einzeln oder gruppenweise durchbrochen wird. Dabei bleiben die Zellen am oberen Anfang kleiner und reagieren anders auf Tinktionsmittel als unten.

Auf die Ausbildung der Vagina kommen wir beim Atrium zurück. Ihre Drüsen scheinen mit denen des eigentlichen Oviducts wenig Gemeinsames zu haben, wenn sich auch die Grenzen verwischen.

Samenleiter und Prostata.

Soweit ein Spermoviduct vorhanden ist, entwickelt sich ein Prostatabesatz von feinen Drüsenschläuchen; die secretorischen Zellen liegen zunächst — bei *Chilina* — als Becherzellen eingestreut im Wimperepithel.

Bei *Daudebardia* rücken sie unter das Epithel, das sie durchbrechen, sowohl im Gang selbst wie in den Röhren. Bei *Paryphanta* schwellen sie stark an, so daß das Epithel auf schmale peripherische Stützzellen reduziert wird. Je mehr sich die Prostatarinne zu einem selbständigen Schlauch ablöst, um so mehr konzentrieren sich die Tubuli um das obere Ende. *Parmacella Olivieri* zeigt hier einen auffallenden Übergang, indem sie zwar einen langen Spermoviduct behält mit dichtem Drüsenbesatz der Prostatarinne, außerdem aber oben die Drüsenläppchen zu einem großen und dicken Drüsenkörper anschwellen läßt und zusammenfaßt. *Microcystis myops* hat den losgelösten Samenleiter auf eine längere Strecke mit langen Tubulis besetzt mit gefiederter Anordnung, bei *Achatinella* drängen sie sich zu einem Haufen um das oberste Ende zusammen. Bei den Vaginuliden umgibt sich dieser Haufen mit einer bindegewebigen Tunica propria, so daß ein gerundeter Sack entsteht. Bei den Oncidiiden und den Janelliden, so weit sie getrennte Genitalwege haben, bestehen noch Unklarheiten, die Prostata ist erst näher festzustellen.

Man wird die Aufgabe der Prostatasecrete in irgendwelcher Beeinflussung des Spermas zu suchen haben; doch fehlt noch jede Andeutung über das wie, ob verändernd, ernährend, erhaltend. Ja es scheint, als wenn die Einwirkung eine verschiedene wäre, so daß zwischen dem Secret des oberen Drüsenepithels und dem des unteren eine Differenz bestünde. Darauf weist die Differenzierung des männlichen Schlauches bei manchen Basommatophoren hin, zumal *Planorbis*. Hier sind die Unterschiede der weiten Säcke handgreiflich. Aber es scheint kaum, daß man die Erklärung, wie bei den Oviductdrüsen, in der Quellung der mucösen Grundlage im Wasser suchen dürfte.

Der Samenleiter unterliegt im übrigen den allerstärksten Schwankungen. Am kürzesten bleibt er bei *Limacopsis* und *Gigantomilax*, wo er, von gleicher Länge wie der Oviduct, einfach mit diesem parallel zum Atrium zieht und in dieses einmündet, noch dazu unter gleicher Erweiterung. Umgekehrt erfährt er z. T. außerordentliche Verlängerung, am meisten wohl bei Soleoliferen im distalen Teil nach Durchtritt durch das Integument, bei manchen Oncidiiden aber auch auf der proximalen vor dem Eintritt in dieses. Die gleiche Stelle ist es wohl, welche bei manchen Stylommatophoren, Arioniden z. B. starke Aufknäuelung zeigt. Der übergroße Wechsel in diesen Verhältnissen erweckt wohl den Eindruck, als wenn die Ursache nicht in einem physiologischen Bedürfnis des irgendwie umzuwandelnden oder zu beeinflussenden Spermas zu suchen wäre, sondern in mechanischen, gewissermaßen labilen Wachstumsverhältnissen des Rohres. Es ist, als suchte es sich mit dem peripheren Ende unter fortgesetzter Verlängerung seinen Weg, teils durch das Integument, teils zum Anschluß an den selbständigen Penis, als ob die Wachstumsverlängerung so lange anhielte, bis die Hindernisse überwunden und der richtige Anschluß erreicht wäre.

Auffallend sind die mancherlei Schwankungen des Samenleiters in seinem Querdurchmesser. Bisweilen ist der obere Abschnitt viel dicker als die untere Leitung, oft sind Erweiterungen eingeschaltet. Diese aber machen, so wenig die Strukturen im einzelnen untersucht sind, den Eindruck von Muskelanschwellungen, während die obere Verdickung des Rohres dem freien Auge nur den gewöhnlichen Bau zeigt. Am auffallendsten ist *Boettgerilla*, wo auf ein ziemlich dickes oberes Ende eine kräftige Muskelspindel und dann ein langer dünner, unterer Abschnitt folgt. Noch viel auffallender aber ist *Ostracolethe*, wo der mittlere Teil, vermutlich derselbe, welcher der Muskelspindel entspricht, abbiegt, um durch eine Reihe von 15 central durchbohrten Muskelscheiben zu laufen, die im wesentlichen aus Ringfasern bestehen und in einer Ebene untergebracht sind. Derartige Absonderlichkeiten haben schwerlich mit der Bildung einer Spermatophore etwas zu tun, sondern dienen wohl lediglich zur energischeren Fortleitung des Spermas. Darauf deutet die ganze Struktur des Samenleiters, denn der hat einen Muskelbelag, hauptsächlich aus Ringfasern, dessen Mächtigkeit in den verschiedenen Abschnitten schwankt, so daß jene Absonderlichkeiten nur lokale Differenzierung und Steigerung darstellen. Ursprünglich wird die Samenleitung durch das innere Wimperepithel besorgt, das bei freier Samenrinne, d. h. bei *Pythia* und der äußeren Rinne der Oncidiiden, noch durchweg vorhanden ist. Bei dem inneren, im Integument gelegenen Vas deferens derselben Oncidiiden fällt die Wimperung weg. Sonst scheint sie durchweg vorhanden, wenn auch vereinzelt nur auf einen schmalen Streifen beschränkt. Hier und da finden sich noch Becherzellen eingestreut, und vereinzelt werden die charakteristischen Kalkkörper, wetzsteinförmig wie Otoconien, im distalen Ende beobachtet. Eine besonders merkwürdige Ausbildung erfährt der untere Abschnitt des Samenleiters bei *Chloritis dinodeomorpha*, aber der gehört vermutlich schon zum nächsten Abschnitt, nämlich zum

Epiphallus.

Als ich zuerst auf die Bedeutung des distalen Samenleiterabschnittes hinwies, nannte ich ihn Spermatophoren- oder Patronenstrecke, wofür v. Ihering nachher den handlicheren Namen Epiphallus vorschlug. Der physiologische Begriff ist geblieben. Es fragt sich aber, wie weit das Organ verbreitet ist, und ob und wieweit es zum ursprünglichen Bestande gehört.

Bestimmte Grenzen für die Übertragung freien oder eingekapselten Spermas lassen sich schwer finden, wegen der Beschränktheit unserer Kenntnisse. Vielleicht kommt folgende Aufstellung den natürlichen Verhältnissen am nächsten:

α) Formen mit freier Spermaübertragung:

1. die Basommatophoren mit Ausnahme von *Siphonaria*,

2. die Soleoliferen,
3. die Janelliden,
4. der größere Teil der Limaciden,
5. die Sektionen oder Gattungen kleinster Hyaliniden,

dazu zweifelhaft

7. die Achatinen und Verwandten,
8. die Endodontiden,
9. ein Teil der Arioniden (*Oopelta, Philomycus*).
10. ein Teil der Raublungenschnecken.

β) Formen mit Epiphallus und Spermatophore:
Soweit bekannt, alle übrigen.

Die Beobachtungen werden sicher die kümmerliche Liste mit der Zeit modifizieren. Die einzelnen Bemerkungen mag man im speziellen Teil nachsehen. Der allgemeine Eindruck dürfte wohl der sein: Sieht man von *Siphonaria* ab, dann findet sich die freie Übertragung der Samenflüssigkeit bei den Basommatophoren, von denen das Gros im Wasser lebt, dann bei zahlreichen Nacktschnecken, und unter den beschalten Stylommatophoren bei den kleinen und kleinsten Vertretern der einzelnen Gruppen; dazu kommt als einzige Ausnahme, wenn ich richtig deute, *Achatina*.

Was die Größe anlangt, so fällt bei *Arion* die Zartheit der Spermatophorenkapsel bei *A. hortensis* auf, d. h. bei der kleinsten Art, von der wir die Patrone kennen. Da aber gerade bei dieser Gattung die allgemeine Form innegehalten wird, so ist schwerlich selbständige Erwerbung der Hülle anzunehmen, wir sehen vielmehr auch hier Neigung zu Rückbildung der Kapsel mit abnehmender Größe der Schnecke.

Es erscheint nicht leicht, aus der An- oder Abwesenheitsliste einen bestimmten Schluß zu ziehen. Ein flüchtiger Blick könnte die Meinung herbeiführen, als habe sich die Spermatophore mit dem Betreten des Landes eingestellt. *Siphonaria* aber zeigt, daß der Verlust im Wasser als sekundäre Erscheinung eingetreten ist. Doch auch auf dem Lande scheint anfangs freie Samenübertragung die Regel gewesen zu sein, bei den Soleoliferen nämlich, die gar keinen Ansatz gemacht zu haben scheinen zur Einkapselung. Das mag der Schale der Vaginuliden entsprechen, die, kaum angelegt, bereits wieder verloren geht in frühester Jugend, so daß die Tiere allzeit auf feuchte Luft angewiesen bleiben innerhalb der Tropen. Mithin scheint die Patrone sich als Trockenschutz parallel dem Gehäuse auf dem Lande entwickelt zu haben. Wie die Janelliden sich verhalten, ob sie jemals einen Ansatz gemacht haben oder noch machen, ist ganz ungewiß. Verlust aber läßt sich nachweisen im Wasser bei den Basommatophoren und auf dem Lande bei der einen Hälfte der Limaciden, nämlich bei denen, deren Entwicklung und Verbreitung, wiewohl in den Gebirgen der Mittelmeerländer wurzelnd, sich doch weit darüber hinausgedehnt hat bis zum Polarkreis, nicht aber bei

der südlicheren Gruppe, die im Mediterrangebiet, einschl. Nordafrika, ihre Hauptentwicklung haben. Zur ersten gehören die Limaciden im engeren Sinne, *Limax* und *Agriolimax*, zur letzten *Amalia* und *Parmacella*.

Gestalt der Spermatophore.

Eine kurze kuglige Anschwellung des distalen Endes des Samenleiters bei den *Limax*-Arten vom großen Kaukasus deutet den Rest des Epiphallus an; die Form der Samenübertragung kennen wir nicht. Wohl aber zeigen die Ackerschnecken eine Spermatophore, ganz ähnlich der, welche wir bei den Molchen treffen, das Sperma wird umschlossen von einer dicken, stumpf kegelförmigen Schleimmasse von bestimmten und längere Zeit konstanten Umrissen. Dieser Fall steht indes ganz vereinzelt bisher, vielleicht weil noch niemand auf solche Dinge bei außereuropäischen Lungenschnecken geachtet hat. Sonst ist stets eine längliche Conchinhülle vorhanden, welche das Sperma umschließt. Die Urform ist wohl die einfache lange Spindel, bisweilen haarförmig dünn (bei Arioniden), daß man am Samenleiter den Epiphallus gar nicht als Verdickung bemerkt, meist jedoch kürzer und spindelförmig, am Vorderende oder Kopf plump abgestumpft, am Hinterende oft in einem Faden ausgezogen, bisweilen von der Länge des Tieres. Bei *Urocyclus* konnte ich nachweisen, daß sich zwischen dem Sperma und dem Faden eine Schicht der kleinen Kalkconcremente einschiebt. Sie wird überall zu vermuten sein, wo die Kalkconcremente vorkommen, wiewohl die Beobachtungen fehlen.

Die Fälle, wo die Spermatophore glatt bleibt, sind in der Minderzahl — *Hyalina*, *Anadenus*. Zum mindesten läuft in langgezogener Spirale eine Längstleiste entlang, die gezähnt ist, wobei sich die Zähne vom Faden gegen den Samenbehälter richten. Bei der Einführung in die Bursa des Partners sind sie scheinbar unpraktisch, gegen diesen gewendet. Nach Künkels Meinung führt der dadurch erzeugte Widerstand, wenn sie sich in die Wand einklemmen, zum Aufreißen des Behälters entlang der Leiste und zur Befreiung des Spermas. Das paßt aber nur für die Patronen von dieser Form. Bei vielen anderen werden aus den Zähnen Dornen und Büschel von solchen in sehr verschiedener Anordnung, oft auf das Kopfende beschränkt, bisweilen hier und an der Wurzel des Fadens. Die höchste Komplikation in dieser Richtung erreichen die Halbnacktschnecken vom Ostpol. In anderer Hinsicht bildet *Helix* den Gipfel. Der Samenbehälter verkürzt sich, und die dornigen Leisten häufen sich bis zum dichten Labyrinth am Kopfende.

Zusammensetzung des Epiphallus.

Im morphologisch einfachsten Falle fällt der Epiphallus als verdicktes Ende des Samenleiters mit dem Penis zusammen. Ein Penisretractor deutet die Ausstülpbarkeit an. Das distale Ende bildet die Spitze des Penis bei der Copula.

Der primitivste Fall ist indes durchaus verschieden. Eine *Sipho-*

naria-Art hat einen Epiphallus, der als selbständige Ausstülpung des Atriums mit dem Samenleiter gar keinen Zusammenhang hat. Ein Blindschlauch sitzt als Flagellum daran. Die Spermatophore mit ihrem Endfaden scheint den Zusammenhang zu beweisen. Das Sperma fließt offenbar durch dieselbe Öffnung in das Organ hinein, durch welche es dann eingekapselt bei der Copula wieder herauskommt. Vermutlich hat *Oopelta* die gleiche Vorrichtung, doch ohne Flagellum. Eine Samenrinne würde den Zufluß im Innern des Atriums besorgen.

Wenn das Blindende des selbständigen Epiphallus sich sekundär mit dem Samenleiter verbunden hat, und die Spermatophore allmählich in einen Endfaden ausläuft, dann läßt sich unter Umständen keine Grenze erkennen, zumal auch das Epithel im Epiphallus kaum besonders differenziert ist, vielmehr die Spermatophorenhülle als eine Art schnell gebildeter Cuticula in der ganzen Fläche abscheidet.

Anders wenn das distale Ende des Samenleiters nicht auf das proximale Ende des Epiphallus trifft, sondern weiter nach der Mündung zu. Dann bleibt das proximale Blindende des Epiphallus erhalten und heißt Coecum, falls es den gleichen Durchmesser bewahrt, Flagellum, falls es schlanker ist.

Eine andere Form des Flagellums aber scheint mit der Kalkabscheidung zusammenzuhängen. Bisweilen finden sich, wie oben erwähnt, die Concremente, zunächst mehr vereinzelt, im unteren Teile des Samenleiters. Dann tritt eine Localisierung ein, zu einer besonderen Kalkdrüse, die bloß in einer geringen seitlichen Ausbuchtung der Wand zu bestehen braucht. Meist vertieft sich die Nische und verengert ihre Mündung zu einem feinen Rohr, durch das die Concremente dem Sperma zugeführt werden. Es ist ein umschriebenes Kalksäckchen entstanden. Durch Verlängerung wird auch dieses zu einem Blindschlauch. Dann haben wir zwei Flagella vor uns, die, soweit sich die Dinge beurteilen lassen, ganz verschiedenen Ursprungs sind. Man kann sie wohl passend als primäres und sekundäres Flagellum unterscheiden. Über weitere Komplikationen in dieser Richtung s. u.

Der rudimentäre Epiphallus kaukasischer *Limax*-Arten wurde oben erwähnt als eine kuglige Anschwellung des Samenleiters vor dem Eintritt in den Penis. Es scheint, daß bei den Ackerschnecken die obere Hälfte des Penis, die oft von der unteren nicht merklich abgesetzt ist, als Flagellum zu deuten ist; darauf weist ebenso die schleimige Spermatophore (s. o.) hin, wie der Gebrauch beim Vorspiel, wo nur die untere Penishälfte zur Verwendung kommt. Ist diese Auffassung richtig, dann muß wohl die oft stark verzweigte Penisdrüse von *Agriolimax* als primäres Flagellum gelten.

Die Bursa copulatrix.

Das Verhältnis der typischen Bursa und des Divertikels am Bursagang zum Spermoviduct wurde vorhin erörtert, lauter Einstülpungen

wahrscheinlich durch Begattung erworben. Fraglich war es nur, wie sich nachher die Ontogenie mit den physiologisch-biologischen Erwerbungen abfindet, inwieweit beim Embryo sich eine Bursa noch selbständig einstülpt oder vom einheitlichen Genitalschlauch abspaltet.

Die phylogenetische Deutung wird unterstützt und bestätigt durch die sekundären Bursae von *Otina* und *Latia*, die als weibliche Vesiculae seminales in der Literatur figurieren, oder — wenn wir bei diesen noch weniger bis ins einzelne übersichtlichen Formen nicht scharf urteilen können — durch den Befund der *Parmacella Olivieri* nach der Copula. Hier ließ sich verfolgen, wie die Glans des Penis das noch weiche Ende des Spermatophorenfadens in die Wand des kurzen Bursagangs als flache Scheibe fest angedrückt und dabei die dicke Wand als Coecum herausgepreßt hatte. Das Coecum war erhalten trotz der Contraction beim Abtöten. Das führt den Weg einer Bursaentstehung unmittelbar vor Augen. Vielleicht kann man hier die *Conulus*-Arten anführen, bei denen nach v. Iherings Deutung die Bursa eine Entwicklungsreihe darstellt, die mit einer schwachen Nische des Atriums beginnt und in einer langgestielten Tasche endigt. *Microcystis myops* und der *Placostylus*, beide des Organs wohl völlig entbehrend, zeigen die gelegentlich geringe morphologische Festigung.

Auffallend ist die Verschiedenheit im Bau der Bursawand. Von der verschiedenen Wandstärke und wechselndem Muskelbelag, welche schon nach dem Dehnungszustande sich individuell verschieden vorstellen, abgesehen, bleiben doch wesentliche Differenzen im Epithel. Plate beschreibt bei einem *Oncidium* eine Differenzierung nach Regionen, insofern eine zarte Calotte der derben Struktur der übrigen Wand gegenübersteht. Sonst haben wir bald eine glatte Fläche, bald einen Aufbau aus Papillen oder Waben. Die Höhe des Epithels wechselt stark, was aber wichtiger ist, bald trägt es eine gleichmäßige Cuticula, bald ist es, ohne solche, in wimpernde Stütz- und Drüsenzellen zerlegt. Innerhalb der Janelliden, also einer einzigen Familie, wurden schon solche Gegensätze gemeldet.

Als Inhalt kommen die verschiedensten Dinge in Frage:

Gelegentlich sind Fremdkörper, etwa Pflanzenteile, mit hineingeraten,

ein Protozoon wimmelt darin bei der Weinbergschnecke — also normale und abnorme fremde Bestandteile. Von den Schnecken selbst stammen mehrere Produkte:

bei *Lehmannia*, wie es scheint, ein rotes Secret aus der Vagina,

bei Drüsenausbildung der Bursawand deren Abscheidung,

dazu

Prostatasecret,

Sperma oder Spermatophoren, je nach der Art der Samenübertragung, und zwar die letzteren anfangs ganz, bald aber zerfallen, so daß die Hülsenreste in Fragmenten durcheinander liegen. Unter diesen Resten aber fehlt, so weit die Beschreibungen ein Urteil zulassen, einer ganz,

nämlich die Kalkconcremente, die doch bei Tropenformen in der Spermatophore so reichlich vorhanden sind.

Die Tätigkeit der Bursa

besteht in erster Linie in Resorption. Zuerst scheint der Kalk von der Wand aufgenommen zu werden, und zwar sehr schnell, langsamer werden die Hülsenreste aufgesaugt, bei *Arion* aber nach Künkel auch die Schwänze der Spermien. So sehr man geneigt sein möchte, der letztgenannten Umwandlungen eine besonders wichtige physiologische Bedeutung beizulegen, insofern als nur die veränderten Spermien die Befruchtung der Eier zu vollziehen imstande sein würden und das Rätsel der Selbstbefruchtung mit eigenem Sperma im Zwittergange seine willkommene Lösung fände, so nahe liegt es andererseits, auch diese sinnfällige Veränderung einfach unter die allgemeine Aufgabe der Resorption zu subsumieren und für die Befruchtung als unwesentlich anzusehen. Für die schnelle Resorption des Kalks könnte man geneigt sein, Säureabscheidung zu vermuten und die Lackmusreaktion heranzuziehen. Schon die Anwesenheit der Protozoen scheint aber solche grobe temporäre Veränderung auszuschließen. Vielmehr fällt die Resorption wohl unter die allgemeine, noch völlig unaufgeklärte Fähigkeit des Gastropodenintegu ments, Kalk nach Belieben wegzunehmen und auszuscheiden, was man zuerst nur an der Schale beobachtete. In der Bursa erstreckt sich diese Fähigkeit weiter, indem sie auch die Spermatophorenhülle und die Spermienschwänze ergreift. Da sie das vollbringt anscheinend ohne jede Rücksicht auf die Differenzierung des Epithels, so kann sie wohl nur in der merkwürdigen Befähigung der Hämolymphe gesucht werden, nach Bedarf lokal umgestimmt zu werden und damit das osmotische Äquivalent zu ändern — einer der allerdunkelsten Punkte der gesamten Ökonomie. Auf den Kalk kommen wir zurück.

Der Penis.

Siphonaria beweist, daß neben dem Epiphallus und unabhängig von ihm am Atrium eine Einstülpung vorkommen kann ohne jede Verbindung mit dem Samenleiter. Auf die Frage, ob es sich um eine einfache Verdopplung des Epiphallus handelt oder um eine selbständige Erwerbung, kommen wir später. Sekundär verbindet sich der Blindsack mit dem Vas deferens auf mehrfache Weise. Entweder tritt es an der Basis ein, wie bei *Limacopsis*, oder der Penis treibt einen Schlauch von seinem Fundus aus dem Samenleiter entgegen, wie bei *Pythia*, beim überzähligen linken Penis der Weinbergschnecke u. v. a., oder aber der Samenleiter trifft in irgendwelcher mittleren Höhe auf den Penissack und verbindet sich mit ihm. Dann bleibt das Blindende des Penissacks frei und ragt über die Insertion des Samenleiters hinaus als Peniscoecum, wobei oft kaum zu entscheiden ist, ob es sich um ein solches oder um einen selbständigen

Endschlauch, ein Flagellum, handelt. Die Bezeichnungen sind hier offenbar vielfach willkürlich.

Ein Peniscoecum kann aber auch noch auf andere Weise entstehen, nämlich durch den Zug des Penisretractors bei der Einstülpung nach der Copula. Der Fall ist offenbar häufig und durch die Insertion des Retractors gekennzeichnet, denn er bildet die Verlängerung des Coecums.

Die individuellen Fälle sind nicht allzu selten, wo sich ein Penis selbständig einstülpt, ohne mit dem Samenleiter zusammenzukommen. Bei den atlantischen Vitrinen schlägt der vielmehr einen anderen direkten Weg nach dem Atrium ein, bei *Agriolimax laevis* verkümmert der Penis zu einer schwachen Knospe, während der Samenleiter ganz wegfällt. Noch häufiger ist individueller Ausfall des Penis beobachtet.

Überall da, wo im Hintergrunde der Penisscheide eine solide Glans neben der Mündung des Epiphallus liegt, scheint der Ausgangspunkt eine Sinnesknospe gewesen zu sein von der epipodialen Linie in der Nähe des Vorderendes. Die Einstülpung ist dann dieselbe, wie bei den Tentakeln der Stylommatophoren. Die Glans entspricht deren Sinnescalotte. Wie aber die Tentakel sehr verschiedene Ausbildung zeigen, so auch und noch mehr die Glans. Sie kommt selten zum Ausdruck, wenn das Flagellum oder der Epiphallus gerade am Fundus ansetzt in der Verlängerung des eingestülpten Epipodialfühlers. Dann bildet die Spitze des Epiphallus eine durchbohrte Glans. Die eingestülpte Seitenwand des Fühlers ist die Penisscheide oder, falls die Einstülpung weiter greift s. u. „Atrium"), deren oberer Abschnitt. Eine Glans kann aber noch auf anderem, physiologischem Wege sekundär entstehen, nämlich durch die Erweiterung des Peniscoecums bei der Copula infolge des Blutdrucks. Bei der Einstülpung bleibt sie erhalten, und wir haben die sackförmige Erweiterung des oberen Penisendes bei Parmacellen, bei der *Parmarion*gruppe usw.

Alle diese Einzelheiten haben einen sekundären Charakter und wechseln sporadisch bei den Arten innerhalb desselben Genus.

Am schwierigsten wird die Abgrenzung des Penis und der Penisscheide da, wo die Einstülpung kontinuierlich in den Epiphallus und Samenleiter übergeht. An diesem Rohre gibt meist der Penisretractor die Marke an, bis zu welcher die Ausstülpung reicht.

Schärfer wird umgekehrt die Bestimmung, wenn eine ringförmige Epithelwucherung in der Penisscheide ein central durchbohrtes Septum bildet, wie bei *Limnaea*, *Planorbis* und *Helix* — völlig sprungweise.

Eine andere Abgrenzung kann sich anbahnen durch Hinzunahme von Mesenchymlamellen, welche in verschiedener Ausdehnung das Penisrohr umhüllen, unter Aussparung von abgeschlossenen Hämolymphräumen, in höchster Steigerung bei *Helix*, wo doppelte äußere Hüllschläuche entstehen können, z. T. reichlich von Septen durchsetzt. Dabei kann man wieder verschiedene Typen unterscheiden, je nachdem das Penisrohr glatt oder in Windungen den abgeschlossenen Sinus durchzieht.

Dazu kommen aber noch allerlei andere Elemente, die Pfeildrüse, Teile des Atriums, Teile des Hautmuskelschlauches als untere Penisscheide u. dergl., auf die wir zurückkommen.

Noch verwickelter werden die Verhältnisse da, wo der Samenleiter oder Epiphallus, je nach der Ausbildung, am allerwenigsten bei der Copula aus der Geschlechtsöffnung hervortritt und andere Teile der Vereinigung des Partners übernehmen.

Kein Organ vielleicht verdient weniger einen bestimmten Namen, als der Penis, denn er setzt sich aus den heterogensten Bestandteilen zusammen, in völligem Wechsel bei den verschiedenen Gruppen, ja bisweilen innerhalb einer engeren Gruppe. Der Penis ist bei den Pulmonaten ein rein physiologischer Begriff, kein morphologischer.

Accessorische Organe, Pfeildrüse, Pfeilsack usw. Epiphallus.

Man unterscheidet gewöhnlich, namentlich nach v. Iherings Vorgang, besondere Anhangsdrüsen auf der männlichen und weiblichen Seite, am Penis oder an der Vagina, Penisdrüse, Liebesdrüse, Pfeilsack. Sie sollen grundsätzlich verschieden sein und entweder nur auf der einen oder auf der anderen Seite vorkommen. Schon die Tatsache, daß sie niemals auf beiden Seiten zugleich vorhanden sind, hätte darauf hinweisen müssen, daß das stets in der Einzahl vorkommende Organ auf dieselbe Wurzel zurückgeht, gleichgültig, wo es angebracht ist. Die Übersicht ergibt nun ohne weiteres, daß der Schlauch ebenso gut die indifferente Lage am Atrium einhalten kann zwischen Penis und Vagina. Damit ist der Übergang gegeben.

Den unmittelbaren Nachweis, daß es die rechte Lippendrüse (Simrothsche Drüse) ist, die sich mit dem Penis verbindet, liefert *Atopos*, da hier beide Lippendrüsen symmetrisch vorhanden sind, die rechte aber bei manchen Arten schon so genau mit dem Penis verbunden ist, wie bei den benachbarten Oncidiiden und Vaginuliden. Verschiebungen waren erst möglich, nachdem die beiden Genitalöffnungen sich vereinigt hatten. Dann finden wir die Drüse in ihrer ursprünglichen, langgestreckten Form bald am Penis bei vielen Pupiden, Clausilien, Buliminiden, bei der westindischen *Sagda-Zaphysema*-Gruppe usw., bald an der Vagina, bei *Amalia cypria*, und zwar jedesmal so, daß nahe verwandte Formen keine Spur davon zeigen, gerade wie die linke Lippendrüse von *Atopos* nach dem Funktionswechsel der rechten spurlos verschwindet.

Nun sind aber die Soleoliferen nicht mehr ganz ursprüngliche Formen, insofern als sie bereits die äußere Samenrinne geschlossen und als Samenleiter ins Integument verlegt haben. Damit hängt eine morphologische Schwierigkeit zusammen. Es läßt sich bei Formen, deren Penis noch keinen Zusammenhang mit dem Samenleiter hat, wie *Siphonaria*, schwerlich entscheiden, ob nicht die Lippendrüse anfangs das eigene Sperma aufgenommen und mit ihrem Secret zur Spermatophore verarbeitet habe.

In diesem Falle würde der Epiphallus der *Siphonaria* die umgewandelte Lippendrüse sein. Damit ist nicht gesagt, daß jeder Epiphallus aus der Lippendrüse entstanden wäre. Zwar der Umstand, daß viele Formen neben einem echten Epiphallus auch die echte Pfeildrüse besitzen, wie *Buliminus* u. a., würde nichts beweisen; denn die Lippendrüse könnte sich bald verdoppelt haben, wie sie es oft tut, worauf wir gleich zurückkommen. Dann könnte die eine ihre alte Funktion beibehalten haben, die andere zum Epiphallus geworden sein. An dieser Wurzel versagt aber, soviel ich sehe, vorläufig die weitere Beweisführung. Immerhin kann man darauf hinweisen, daß ein Epiphallus, wie ihn *Chloritis dinodeomorpha* besitzt, — proximal ein dickes Drüsenrohr, distal ein ganz feiner langer Schlauch — viel besser zu einer Lippendrüse von *Atopos* paßt, als zu einem Epiphallus von der gewöhnlichen, geschwollenen Form.

Das legt einen anderen Gedanken nahe. Der Samenleiter kann sich mit der Pfeildrüse genau so verbunden haben, wie mit dem Epiphallus, oder wie der Epiphallus mit dem Penis. Bei endständiger Verbindung wäre die Entscheidung schwierig, höchstens *Boettgerilla* deutet den Hergang an durch den minimalen Durchmesser des unteren Samenleiterabschnitts unterhalb der Spindel, die als Drüse gelten kann in der ursprünglichen Form. Anders bei *Planispira*, wo wir eine Kette von mehreren Epiphallus hintereinander haben, jeder mit einem Coecum oder Flagellum einsetzend. Wahrscheinlich erklärt sich die Komplikation durch exzentrische Verbindung von Penis, Pfeildrüse, Epiphallus und Samenleiter hintereinander.

Über die Zusammensetzung der Drüse sind wir nicht in allen Fällen unterrichtet. Was wir wissen, bestätigt zunächst die Übereinstimmung mit dem, was wir von der Lippendrüse bei *Atopos* kennen: das enge Lumen wird von einer starken Ringmuskulatur gebildet, die von den Hälsen langer einzelliger Drüsen gruppenweise durchsetzt wird, so wie von spärlichen Längsmuskeln. Dann folgt ein langer dünner Abschnitt bei *Atopos*, sowie bei der Pfeildrüse, auf der männlichen Seite von *Clausilia*, *Buliminus* usw., auf der weiblichen bei *Amalia cypria*. Schließlich mündet das Rohr durch eine muskulöse Papille in den Endschlauch oder die Pfeildrüsenscheide. Es entsteht die Form, die den meisten Zonitiden eigen ist. Sie ist bei vielen Vitrinen mit ihrer Muskel-Drüsen-Spindel so charakteristisch, daß sich ihre Verschmelzung mit dem Oviduct oder selbst mit Oviduct und Samenleiter gut verfolgen läßt. Beide münden bei vielen Individuen der atlantischen Vitrine oben in die Pfeildrüse und entleeren ihre Produkte durch sie hindurch, und die genannten Fälle von *Chloritis* und *Planispira* können hier ohne weiteres angeschlossen werden. Bei der *Parmarion*-Gruppe zeigte Collinge, daß die Hälse der Drüsenzellen sich verkürzen können. Dann folgt auf das innere Epithel zunächst die Drüsenschicht und außen erst die Muskulatur.

Weiterhin scheiden sich die Wege nach zwei Richtungen, nach der einen tritt die Muskulatur zurück, nach der anderen die Drüsenzellen.

Der erste Fall führt zum einfachen Drüsenschlauch, mit oder ohne Erweiterung, mit oder ohne Verdopplung oder Vervielfältigung der Schläuche. Dabei aber rücken die Drüsenzellen wieder in das Epithel, dessen ganze Fläche die Secretion übernimmt, ähnlich wie wir es bei der Eiweißdrüse und Prostata fanden (s. o.). So erhalten wir etwa den straffen Schlauch von *Amphibola* und den meisten Oncidiiden, oder die zahlreichen der Vaginuliden, bei denen sich Gabelung und Heraussprossen neuer Schläuche verfolgen läßt, oder einen erweiterten Schlauch bei einzelnen *Vaginula*-Arten, oder zahlreiche erweiterte bei den Zonitiden, *Ariophanta* und *Everettia*.

Der zweite Fall führt zur Verkümmerung der Drüse. Bei völligem Wegfall wird die Papille solid. Der Übergang läßt sich gut beachten bei den Parmacellen. Die innerasiatischen haben einen Drüsenschlauch, noch mit subepithelialer Lage der Drüsenzellen, die westlicheren eine Clitoristasche ohne Drüse, aber mit umgewandelter Papille, die zum Reizkörper geworden ist. Den gleichen Übergang zeigen zahlreiche Urocycliden. Die Drüse ist selten erhalten, aber die Pfeildrüsenscheide pflegt lang zu werden, mit der Papille im Blindende. Sie wird vielfach ausgestülpt und offenbar als Penis verwandt, zur gegenseitigen Befestigung der Partner. Diese Linie führt wieder zu manchen Unklarheiten, wo bestimmte Grenzen verwischt sind. So läßt es sich kaum entscheiden, ob der ‚Penis' von *Limacopsis* ein selbständiger Blindsack ist oder eine Pfeildrüsenscheide, der durchbohrte Penis von *Limax* eine selbständige Einstülpung oder eine Pfeildrüsenscheide, durch welche das Sperma seinen Weg nimmt, der untere Abschnitt des Penis von *Agriolimax* eine Pfeildrüsenscheide mit der Papille als Reizkörper oder ebenfalls eine selbständige Erwerbung. Der Penisschlauch von *Limax arborum* mit Flagellum und fleischigem Reizkörper im Fundus deutet wohl am schärfsten auf Pfeildrüse und Papille und spricht wohl damit zugunsten der gleichen Auffassung bei den anderen Limaciden.

Als neues Moment tritt das Cuticularrohr auf der Papille auf, durch welches das Drüsensecret entleert wird. In reiner Form sehen wir es bei *Vitrina brevis*, manchen *Helicarion*-Arten und *Comorina*, bei den Oncidiiden meist schon etwas umgestaltet, so daß die Öffnung von der Spitze wegrückt. Damit beginnt die Verwendung als Reizorgan, die sich steigert teils durch dornige Auswüchse, teils und in erster Linie durch Einlagerung von Kalk. Dieser Typus wiegt vor bei der *Parmarion*-Gruppe.

Fällt dabei die Drüse weg unter Erhaltung des Kalkpfeiles, so erhalten wir die Verhältnisse der *Trichotoxon*-Gruppe unter den Urocycliden. Sie geht Hand in Hand mit einer Verschmelzung der Pfeildrüsenscheide und des Oviducts, so daß die Vagina oben in den Pfeilsack mündet. Verlängerung, Verdopplung, ja Vervielfältigung des Pfeils, Zuschärfung der Spitze und Überzug mit einer borstigen Conchinschicht erzeugt die höchste Steigerung der Reizorgane schlechthin.

Ob man so weit gehen darf, die gespornte Kalkplatte auf dem Reizkörper von *Lytopelte* und *Toxolimax* hier einzureihen, unterliegt derselben Unsicherheit, wie die Deutung des fleischigen Reizkörpers bei den Ackerschnecken.

Unbedenklich dagegen ist der Liebespfeilapparat der Heliciden hierher zu rechnen, mit allen seinen Einzelheiten. Der Pfeil ist derselbe wie bei den Urocycliden. Nur die fingerförmigen Schleimdrüsen machen einige Schwierigkeiten in ihrer Herleitung. In ihrer typischen Form entsprechen sie ganz denen der Vaginuliden, in ihrer sackförmig erweiterten denen von *Ariophanta*. Bei *Zonitoides*, der kleinen Ausgangsform, ist der kurze Drüsenkegel noch nicht genügend untersucht, wohl aber bei den ganz entsprechend gebauten Cochlostylen. Hier sind viele kurze Drüsenschläuche von einer gemeinsamen Tunica umfaßt und zusammengehalten. Auffallend ist nur, daß manche Formen noch den einfachen Pfeildrüsenschlauch daneben haben. Bei *Leucochroa* ist er allein vorhanden in verkürzter Form. Hier geben Schnecken, wie *Epiphragmophora* oder *Trishoplita* unter den japanischen Eulotiden Aufschluß. Erstere hat bald eine Drüse, bald zwei, letztere in typischer Gestalt, noch mit Spindelverdickung, *Trishoplita* hat einen mittleren Pfeilsack mit Pfeil, an seiner Wurzel zwei symmetrische, leere Nebenpfeilsäcke je mit einer Drüse. Wir sehen, wie die ursprüngliche mittlere Drüse verschwindet und paarige bleiben. Weiterhin kann auch der Pfeilsack paarig werden, jeder mit einem Pfeil, dazu zwei leere Nebenpfeilsäcke u. dergl. an. Der Pfeil enthält kompliziertere Schneiden und wird schließlich beim Vorspiel abgeworfen und wieder erneuert. Die räumliche Trennung von Pfeilsack und Drüsen beruht auf der Verschmelzung der Pfeildrüse mit dem Oviduct, letzterer mündet in die Drüsenscheide ein, so gut wie bei *Trichotoxon*.

Läßt sich somit die Entwicklung und Umbildung des ganzen Pfeildrüsenapparates mit leidlicher Deutlichkeit überschauen, so bleibt ein Punkt ziemlich unklar, und zwar der Kardinalpunkt. Wir kennen die physiologische Bedeutung des Secretes nicht, weder bei der anfänglichen Lippendrüse, noch bei den vervielfältigten Schläuchen des Genitalapparates. Meisenheimer nimmt zwar an, das bischen Flüssigkeit aus den Schleimdrüsen von *Helix* diene zum Schlüpfrigmachen der Bahn beim Herausstoßen des Pfeiles, aber bei *Polytoxon* werden viele starke, borstige Pfeile durch die Löcher eines siebartig durchbrochenen Septums herausgebracht, ohne daß noch Schmierdrüsen da wären.

Das Atrium genitale.

Beim Vorrücken der Zwitteröffnung und der Vereinigung der Genitalporen sind verschiedene Wege eingeschlagen: einfache Verschiebung oder Einstülpung des dazwischen liegenden Hautteiles, letztere durch Muskelzug von innen.

Der zweite Weg ist von *Oopelta* und wahrscheinlich von den meisten

Arioniden eingeschlagen; *Oopelta polypunctata* trägt noch auf den zurückgezogenen Hautlappen im Atrium die alte, anfangs äußere Samenrinne.

Vermutlich entspricht die Ligula der großen *Arion*- und *Anadenus*-Arten, die bei den kleineren in einfache Längsleisten umgewandelt ist, einem ebensolchen Hautlappen.

Ob einfache Verschiebung der Zwitteröffnung ohne alle weitere Einstülpung bei den Stylommatophoren vorkommt, bleibt ungewiß. Denn etwa selbst bei der Daudebardiensektion *Libania*, wo männliche und weibliche Offnung unmittelbar am äußeren Genitalporus zusammentreffen, liegt doch der Bursagang weiter am Oviduct zurück, so daß eine Vagina dazwischen geschoben ist. Dies beruht auf weiterer sekundärer Einstülpung, vermutlich unter dem Druck des eindringenden Penis, der in erster Linie zur Vertiefung des Spermoviducts die Veranlassung gab (s. o.).

Bei unreifen Tieren sehen wir meist das Atrium als schlanken Schlauch zwischen die Geschlechtsöffnung und die einzelnen, oben ansitzenden Gänge eingeschaltet, ebenso noch bei der erwachsenen *Parmacellilla*. So aber bleibt es selten, sondern es erweitert sich nach den verschiedensten Seiten, je nachdem die Retractoren es ausziehen. Es beteiligt sich am Aufbau der verschiedenen Organe, worauf bisher meist wenig geachtet wurde. Zum Atrium gehören in erster Linie die Penisscheide und die Vagina. Beide können bei der Copula ausgestülpt werden, beide die Vereinigung der Partner übernehmen, die Vagina namentlich deutlich bei dem Arioniden *Geomalacus*. Vielleicht gehört auch die Scheide der Pfeildrüse zum Atrium. Der wechselnde Zug nach der einen oder anderen Seite bringt das Übertreten der Pfeildrüse bald auf den Penis, bald auf den Oviduct mit sich, das soviel Verwirrung angerichtet hat.

Es können aber auch noch Ausbuchtungen in anderer Richtung entstehen, der Blindschlauch von *Hesperarion*, der Vaginaldrüsenschlauch mancher Oncidiiden, eine dickwandige Tasche bei *Parmacella*.

Dieses ganze Territorium, bis zur Glans des Penis und zum Eintritt des Bursaganges ist als letzte Integumenteinstülpung auch am meisten zu allen den histologischen Umwandlungen befähigt, welche wir an der äußeren Haut kennen, von denen etwa die folgenden auffallen:

Zotten mit Cuticularüberzug, als Reiz- oder Haftorgane, in allerverschiedenster Lage und Ausbildung,

Leisten, Falten, Wülste, oft von Drüsen durchsetzt,

Drüsenbildungen, a) bloß als Becherzellen zwischen den Epithelzellen, oder b) als subepitheliale Phiolenzellen mit langen Hälsen, oder c) als eingestülpte Tubuli — a) weit verbreitet, b) im unteren Drüsenkranz um die Genitalöffnung von *Arion*, in den Zotten und der Wand der Seitentasche von *Parmacella*, c) als Ring an der Vagina von *Zonites* (*Hyalina*? asiatische *Parmacella*?), am Penis abessinischer Ackerschnecken, als lange, schließlich kompakte Drüsen am Atrium der *Amalia*,

Kalkabscheidungen innerhalb und außerhalb der Gewebe, im Bindegewebe der Penisscheide und ihres Wulstes bei *Amphidromus*, in den hohlen und soliden Liebespfeilen, im Kalksporn von *Lytopelte* und *Toxolimax*, in der dornigen Striegel auf der Ligula von *Anadenus*, im Penisstilet von *Planorbis*, in der Wand der Penisscheide von *Zonitoides*, als Ring um die Glans von *Helix acuta*, bei den letzten beiden vielleicht schon außerhalb ohne organische Grundlage — ganz außerhalb des Epithels in der Vagina von *Oncidiella*, in der Wand des Atriums von *Trichotoxon*, hier überall als kohlensaurer Kalk, als harnsaurer im Penis von *Oncidiella*. Die freien Kalkbildungen auf der Oberfläche haben ihr Gegenstück außerhalb der Genitalien allein in den Dermocalciten von *Parmacochlea* (S. 130).

Schließlich tritt vielfach Chondroidgewebe auf, ein verwickeltes Kapitel, und um so weniger scharf festzulegen, als sich wirklich die histologischen Grenzen mehrfach verwischen, in Oviduct und Vagina und im Penis da, wo Glans und Blindsäcke fehlen und ein einfaches Rohr sich allmählich in den Samenleiter verengert. Hier können bei Schnecken warmer Länder, wo Kalk zur Spermatophore tritt, die Concremente unter allmählicher Abnahme bis in den Samenleiter hinaufreichen.

Beziehungen des Samenleiters zum Integument.

Der Schluß der äußeren Samenrinne zum Rohr und der Eintritt in den Hautmuskelschlauch ist klargelegt bei Basommatophoren und Soleoliferen. Schließlich tritt der Samenleiter noch weiter nach innen und ganz in die Leibeshöhle. *Bulimus ovatus* zeigt etwa den Übergang. Es lassen sich aber noch mehr solche Beziehungen nachweisen.

An der Penisscheide rückt nicht selten vom Hautmuskelschlauch ein Muskelcylinder empor, wohl meist indem er zugleich die Penisscheide durch Ausziehen der anliegenden Atriumpartie verlängert. Der Muskelcylinder, makroskopisch aus Ringfasern aufgebaut, tritt zu dem Penisrohr in verschieden innige Beziehung. Am unabhängigsten bleibt er da, wo das Vas deferens sich trennend dazwischen legt; es steigt am Penis in gewöhnlicher Weise hinunter und wieder hinauf, noch innerhalb des Muskelcylinders. Bei *Achatina* läßt sich verfolgen, wie der Samenleiter noch durch die Muskulatur des Integuments läuft, diese aber als Cylinder am Penis weit hinaufgeschoben ist. Hier tritt das Vas deferens scheinbar durch die äußere Cutiswand hindurch.

Das führt etwa zu vielen Raublungenschnecken über, nur daß dabei der Samenleiter bloß noch eine ganz kurze Strecke durch die Muskulatur läuft. Sie wird angezeigt durch das kleine Muskelbändchen, welche das Vas deferens am oberen Rande der äußeren unteren Muskelscheide befestigt. Beide, Bändchen und Muskelscheide, gehören dem Hautmuskelschlauch an, der hier hinaufgeschoben ist.

Die Deutung dieser Einrichtungen ist unklar genug. Die nächst-

liegende ist wohl die, das der Cylinder einen kräftigen Sphinkter bildet zum Verschluß des Genitalporus.

Symmetrie und Pseudobilateralität. Spaltung einzelner Organe.

Es ist auffallend, wie viele Einzelheiten an den Genitalien bilateralsymmetrisch angelegt sind. v. Ihering glaubt, zur Erklärung der Heliciden von paarigen Pfeilsäcken ausgehen zu sollen, wohl ohne die Konsequenzen solcher Schlußweise rückwärts zu verfolgen. Denn sie könnten nur darauf hinauslaufen, die Genitalien auch in ihren Endwegen als das Verschmelzungsprodukt paariger Antimeren aufzufassen. Hier liegt eine sehr merkwürdige Reihe vor, etwa von folgenden Tatsachen:

a) die Acini der Zwitterdrüse ordnen sich oft zu verschiedenen größeren Lappen, nicht selten zu zwei, bei Oncidiiden aber bilden sie unter Umständen 8 Lappen, von denen je 4 ihre Ausführgänge zunächst vereinigen, bis endlich die beiden nach längerem Verlaufe zum gewöhnlichen Zwittergange verschmelzen,

b) bei manchen Gehäuseschnecken, meist mit vielen Umgängen, ist die Zwitterdrüse in zahlreiche Gruppen von Acinis zerlegt, welche in fiedriger Anordnung von beiden Seiten her in den Zwittergang münden, bei anderen ist nur die eine Hälfte dieser Gruppen vorhanden, als wenn die andere verloren gegangen wäre,

c) bei den Oncidiiden ist die Eiweißdrüse paarig, in völlig symmetrischer Ausbildung,

d) bei den Oncidiellen kommt eine zwar einheitliche Oviductdrüse dazu, aber herzförmig mit symmetrischer Ausladung,

e) die Tubuli der Prostatarinne zeigen sehr oft fiedrige Anordnungen, am schärfsten die am freien Samenleiter von *Microcystis myops*,

f) während die Spermatophore zunächst mit einem spiraligen Längskamm versehen ist, kommen oft einzelne Dornen in streng symmetrischer Anordnung dazu, sehr deutlich etwa bei *Parmarion* und *Mariaella*; ihnen entsprechen symmetrische Gruben im Epiphallus, bei *Mariella* 2 symmetrische Blindsäckchen,

g) die Anzahl der Pfeile bei der *Trichotoxon*-Gruppe folgt streng symmetrischer Anordnung, *Spirotoxon* hat einen Pfeil, *Diplotoxon* 2 Paare, *Polytoxon* mehr bis viele Paare,

h) bei Heliciden verdoppelt sich der Pfeilsack in echter Symmetriestellung, ebenso die leeren Nebenpfeilsäcke, die allerdings bei Eulotiden zunächst als einheitliche Tasche auftreten,

i) die gleiche Symmetrie gilt für die Schleimdrüsen an der Vagina der Heliciden,

k) die Drüsenschläuche am Atrium der Amalien treten zunächst ringsum auf, dann ordnen sie sich zu zwei symmetrischen Gruppen, die schließlich auf eine Seite zusammenrücken,

l) die äußere Genitalrinne am Vorderkörper der Stylommatophoren, der Rest der Samenrinne, tritt ebenso auf der rechten wie auf der linken Seite auf,

m) der überzählige linke Penis der Weinbergschnecke, den Aschworth beschrieb, ist streng symmetrisch zum rechten.

Verdopplung oder Vervielfältigung einzelner Organe betrifft außer den unter g) bis i) genannten etwa folgende Fälle:

n) Vesiculae seminales an der Befruchtungstasche, z. B. bei *Succinea*,

o) Peniscoeca, Epiphallus von *Ostracolethe*,

p) die Pfeildrüsen bei den Vaginuliden,

q) die Pfeildrüsenscheide oder Clitoristasche der Parmacellen,

r) überzählige Penis, abnorm und wohl in keinem Falle funktionsfähig,

s) eine überzählige Bursa copulatrix.

Als echte Antimere sind wohl zunächst aufzufassen die Genitalfurchen der Stylommatophoren (l) und der abnorme linke Penis von *Helix pomatia* (m). Vielleicht gehört hierher auch die symmetrische Anlage der Zwitterdrüse (a und b), insofern die Möglichkeit besteht, daß sie auf symmetrisch geordnete, zerstreute Gonaden im Körper der *Turbellarien* zurückgehen. Alle übrigen Symmetrien fallen wohl unter entwicklungsmechanische Gesetze, die sich bisher schwer beurteilen lassen. Von den asymmetrischen Verdopplungen scheint nur die letzte, die der Bursa copulatrix, eine biologische Ursache zu haben, insofern die zweite auf eine Neueinstülpung unter dem Druck des Penis bei der Copula zurückweist, während die ursprüngliche erhalten blieb. Die übrigen könnte man einfach als Wucherungen bezeichnen.

Selbstbefruchtung. Ausfall von Organen.

Die sicherste Grundlage bildet hier Künkels Nachweis, daß unsere Limaciden und Arioniden sämtlich sich selbst zu befruchten vermögen bei isolierter Aufzucht vom Ei an, daß dagegen unsere Pentatänien der Copula bedürfen.

Der gelegentliche Ausfall des Penis hat wohl mit Selbstbefruchtung nichts zu tun, außer bei *Agriolimax laevis*, wo er in den Tropen zur Regel wird. Hier scheint Fortpflanzung so selbstverständlich, wie der Ausschluß der Begattung.

Für gesichert dürfen wohl die Fälle gelten, wo entweder mehrere Spermatophoren im Penis angetroffen werden oder eine entleerte ebendaselbst, zugleich mit Vorrichtungen, die geeignet erscheinen, durch Ritzen oder Druck die Entleerung zu bewirken. Das trifft sich bei den kaukasischen Raublungenschnecken.

Ebenso deuten sekundäre Verbindungen zwischen männlichen und weiblichen Wegen oder zwischen der Bursa und der Befruchtungstasche

auf Überleitung des eigenen Spermas, das in jedem Falle erst die Prostata passiert haben muß. Die Verbindungen sind

zwischen Samenleiter und Bursa bei den Vaginuliden,

zwischen Penis und Bursa bei *Zonitoides* und einigen Testacellen,

zwischen Bursa und Befruchtungstasche bei einzelnen Clausilien und individuell bei Heliciden; in diesem letzten Fall ist das Divertikel des Bursaganges mit dem oberen Teil des Spermoviducts in offene Kommunikation getreten.

Wahrscheinlich hat man aber viel weiter zu gehen.

Wenn Pilsbry für eine amerikanische Patuliden angibt, daß sie in den feuchten Oststaaten Eier legt, im trocknen Felsengebirge dagegen vivipar ist, dann liegt die Vermutung nahe, daß das trockne Klima nicht nur die Eiablage, sondern auch die Begattung unterdrückt. Dem entspricht in der Anatomie der Mangel an Reizorganen: Pfeildrüse und Pfeilsack fehlen. Ein Überblick über die Clausilien und Verwandten, bei denen An- oder Abwesenheit der Pfeildrüse ebenso sporadisch verteilt sind wie die Viviparität oder Oviparität, scheint zu zeigen, daß in der Tat zwischen beiden Faktoren eine Abhängigkeit besteht. Auffällig ist es, daß anscheinend allen den amerikanischen Formen, denen nach ihrer Verwandtschaft wenigstens sporadisch eine typische Pfeildrüse am Penis zukommen müßte, diese fehlt, mit einziger Ausnahme einer Antillengruppe. Darf man so weit gehen, allen diesen Formen, einschl. etwa der *Placostylus* ohne Bursa, die Copula abzusprechen? Oder darf man daran denken, daß wenigstens der Weg, auf dem sie in ihre heutigen Wohnsitze gelangten, zeitweilig durch trocknes Klima führte und die Begattung unterdrückte? Besteht etwa die Möglichkeit, daß durch zeitweilige Unterdrückung der Copula die Pfeildrüse zum Ausfall gebracht wurde, daß aber nachher in feuchterer Umgebung die Copula wieder aufgenommen wurde, ohne daß das einmal ausgeschaltete Reizorgan wieder auftauchte? Hier liegt ein weites und fruchtbares Feld für künftige Experimente offen da. Es betrifft nicht nur die Pupiden im weiteren Sinne, sondern auch die Mehrzahl der Endodontiden.

Daß Selbstbefruchtung nicht nur bei den kaukasischen, sondern auch bei den Raublungenschnecken schlechthin vorwiegt, dafür spricht ebenso ihre mehr isolierte Lebensweise, wie der Wegfall der Reizorgane.

Die Anatomie liefert noch Hinweise in anderer Richtung. Manche Heliciden haben den Epiphallus, in entgegengesetzter Richtung natürlich, in ganzer Länge fest mit dem Penis verbunden. Das scheint nur möglich, wenn die Copula unterblieb. Die fertigen Organe sind schwerlich ausstülpungsfähig. Ein mechanisches Hindernis scheint auch bei den Achatinen vorzuliegen, wiewohl weniger sicher. Kurz hier haben Beobachtung der Lebenden und planmäßiges Experiment noch sehr viel zu leisten.

Retractoren des Geschlechtsapparates. Labile Morphologie. Wege der Artbildung.

Die Regel ist, daß der Penisretractor am Diaphragma entspringt. *Parmacella* verlegt die Stelle genau in die Mittellinie am vorderen Umfang des Lungenbodens, bei der Weinbergschnecke mit überzähligem Penis auf der linken Seite entspringen beide Retractoren ebenso zusammen in der Medianebene. Das wäre eine typische Musterlage. Es kann aber in Wahrheit nichts Verschiedeneres geben als Herkunft und Lage dieses Muskels, wenn man die Ausnahmen dazu rechnet. Einmal wechselt die Ursprungsstelle am Diaphragma, bisweilen fehlt er ganz, bisweilen ist er ein Zweig des Spindelmuskels und hat mit dem Diaphragma gar nichts zu tun. Wenn er der Regel nach vom Lungenboden kommt, kreuzt er sich gewöhnlich mit dem rechten Ommatophoren, um den er sich herumschlingt, in einem Falle mit beiden rechten Tentakeln, in anderen Fällen bleibt die Kreuzung aus, und er zieht einfach rechts außerhalb des Columellarissystems, und die Verschiedenheiten wiederholen sich bei nahen Verwandten innerhalb der Limaciden und Heliciden. Bei den Vaginuliden spaltet er sich und gibt einen Zweig ab an die Pfeildrüsenscheide. Bei manchen Vaginuliden besitzt der Penis noch sekundäre kurze Retractoren von benachbarten Stellen des Hautmuskelschlauches, ebenso bei *Amalia*. Nicht selten verbinden Muskelzüge den Penis mit dem zurückgeschlagnen Epiphallus.

Dazu kommen noch die verschiedenen Retractoren der übrigen Organe. Die Bursa ist meist durch einen muskulösen Strang an den Spermoviduct geheftet. Die Pfeildrüse hat in einfacher Form meist einen Retractor am Hinterende zum Boden der Leibeshöhle. Bei den Urocycliden erhält die verlängerte Penisscheide bisweilen eine ganze Reihe von Retractoren, die am Boden der linken Hälfte der Leibeshöhle entspringen. Dazu kommen noch allerlei Muskeln am Atrium im erweiterten Sinne, teils nahe dem Genitalporus, teils an der Penisscheide, teils an der Seitentasche der Parmacellen im ganzen Umfange, teils am Bursagange bei *Geomalacus*, der die Vagina als Copulationswerkzeug benutzt, teils am Flagellum bei *Paralimax* u. dergl. m.

Es leuchtet ein, daß hier allerlei lokale Verstärkungen von Mesenchymmembranen und -strängen vorliegen. Typisch ist höchstens der diaphragmatische Penisretractor, wenigstens bei den meisten Formen. Aber selbst sein wechselndes Verhalten gegenüber den Tentakeln beweist, daß sein peripherischer Teil kaum überall auf genau die gleichen Elemente bezogen werden darf. Die Gesetzmäßigkeit, die vielleicht auch hier herrscht, läßt sich nicht erkennen, solange wir nicht genaueren Einblick haben in das Mesenterialgerüst und die Abgrenzung der Blutraüme in der Leibeshöhle, wie früher erörtert. Sie scheinen nicht übermäßig konstant zu sein.

Das ergibt sich schon aus der Lage der Genitalien in der Leibeshöhle vor und nach der Copula. Beim *Limax maximus* findet man keineswegs immer den langen Penis in genau der gleichen Lage, bisweilen ist er gestreckt, bisweilen liegt der mittlere Teil weiter hinten als das Ende, das wieder nach vorn läuft. Die vielen Pfeildrüsen der Vaginuliden suchen sich bald mehr über, bald mehr unter dem Darm ein Unterkommen. Diese Seite ist noch fast gar nicht beachtet, und ich kann über die Andeutungen nicht hinauskommen. Aber es scheint, als wenn die topographische Morphologie hier noch keineswegs gefestigt, vielmehr noch ziemlich labil wäre. Schon die reichlichen Abnormitäten, Verdopplungen und Defekte weisen in dieser Richtung. Bei einer *Gadinia*, um eine weitere hinzuzufügen, war der Samenleiter gegabelt, nachher vereinigten sich die Äste wieder. Die Unregelmäßigkeiten sind bei normalen Exemplaren beträchtlich. Man findet auch bei äußerlich gleichen Stücken mancherlei Abweichungen in der Konfiguration und Retraction der sonst gleichen Organe, bald sind die Retractoren in toto verkürzt, bald bloß die eine Hälfte, während die andere einen dünnen, sehnenartigen Strang bildet. Wenn der Penis bei der Copula die Spermatophore gegen die Wand der Bursa preßte, so drückt er vielleicht die nächste beim nächsten Coitus gegen die erste (s. o. *Amalia*). Die Spermatophore dringt bei *Helix* bald in den Bursagang, bald in dessen Divertikel ein. Wiederholt sich bei günstigem Wetter die Begattung oft und schnell hintereinander, so wird der Weg zur Bursa und in dieselbe durch die vielen Spermatophoren (— wir hatten gelegentlich ein Dutzend und mehr zu verzeichnen —) verstopft, und der Penis kann weniger tief eindringen. Der Blutdruck, der die Genitalien ausstülpt, bleibt jedoch derselbe. Da versteht es sich fast von selbst, daß die ausgestülpten Organe eine andere Form annehmen müssen, als wenn dem Penis das Eindringen erleichtert ist. So können wohl leicht Verschiebungen in dem gegenseitigen Verhältnis zwischen Atrium, Penisscheide, Vagina und Pfeildrüsenscheide eintreten; und es ist anzunehmen, daß solche Verschiebungen bei einer Copula sich bei der nächsten wiederholen und konstant werden. Dafür etwa folgende Gründe:

Vorspiel und Copula sind in dem ziemlich gleichmäßigen Leben die Momente höchster Erregung und höchster dramatischer Steigerung. An solche Momente knüpft die Mneme, um mich des Ausdrucks zu bedienen, mit verstärkter Kraft an. Bei einer kaukasischen Ackerschnecke glaubte ich, als Begattungszeichen einen schwarzen Fleck am Penis nachweisen zu können unmittelbar am Eintritt des Samenleiters, d. h. an der Stelle, die beim ausgestülpten Organ die Spitze gebildet hatte und dem höchsten Blutdruck unterworfen war. Hier hatte die kurze Exposition an die freie Luft genügt, um das Pigment hervorzurufen, wahrscheinlich, weil nervöse Erregung und hoher Blutdruck die Disposition geschaffen hatten. Ebenso wird eine Gehäuseschnecke gemeldet, wo nur ein Individuum

Pigmentierung der Endwege zeigte bei gleichzeitiger Füllung des Uterus, also nach erfolgter Begattung (s. o.). Hierher gehört auch die Nische im Bursagang einer *Parmacella*, der Anfang einer neuen Bursa, in welcher der Penis eines Partners das Fadenende einer Spermatophore befestigt hatte (s. o.). Es ergeben sich also schon mit einiger Sicherheit allerlei histologische und morphologische Folgen der Copula, die mit dem eigentlichen Zweck, der Befruchtung, nichts zu schaffen haben.

Nun liegt es nahe genug, die feinen und doch so erheblichen Differenzen, die von einigen *Urocyclus*-Arten angegeben wurden und die Gruppierung der Endorgane betrafen, auf solche halb zufällige Abweichungen bei der Copula zurückzuführen, wie sie vorhin abgeleitet wurden. Damit aber hätten wir einen der wichtigsten Faktoren der Abbildung.

Mutmaßliche Phylogenie der Genitalorgane.

Die Zwitterdrüse ist wahrscheinlich von den Turbellarien her ererbt, unter Verschmelzung von Eierstock und Hoden.

In der Entwicklung der Geschlechtswege dürften drei aufeinander folgende Stufen zu unterscheiden sein, die in der Morphologie und Histologie ihren Ausdruck finden:

a) Der Zwittergang trägt ein gleichmäßiges Epithel mit Wimpern, selten ohne solche, kaum mit eingestreuten Becherzellen;

b) der Spermoviduct wird stark secretorisch, die Drüsenzellen rücken vielfach unter das Epithel, das meist zur schmalen Stützzelle umgewandelt wird, — die Forderung, die Thiele an den Nachweis ectodermaler Abstammung stellte,

c) das Atrium mit seinem Zubehör, Penisscheide, Vagina, Pfeildrüsenscheide und mancherlei Nischen zeigt die ganze histologische Komplikation, deren die Haut fähig ist, Drüsen verschiedenster Art, Cilien, Cuticula, Pigment, Chondroidgewebe, Kalk, im Gewebe und nach außen abgeschieden.

Die Bursa zeigt etwa den Übergang zwischen b) und c), die Eiweißdrüse den zwischen a) und b).

Die Vermutung liegt nahe, daß die drei Stufen auch phylogenetische Berechtigung haben. Dann hätte anfangs der Geschlechtsweg sich auf den Zwittergang beschränkt, wobei wahrscheinlich die Befruchtungstasche als erste Bursa copulatrix diente. Auf der zweiten Stufe hätte sich der Spermoviduct herausgebildet; sie hätte etwa zu Formen wie *Pythia* geführt, wo sich an die Zwitteröffnung eine äußere Samenrinne anschloß. Den klarsten Ausdruck fanden die Drüsen vielleicht bei den getrennten Gängen der Vaginuliden. Die dritte Stufe fehlt den Soleoliferen (*Ditremata*), alle übrigen haben sie erreicht durch Zusammenschluß der Zwitteröffnung mit der vorderen männlichen.

Erklärung von Tafel XXXV.

Geschlechtswerkzeuge von beschalten Stylommatophoren.

Fig.

1. *Microcystis coccinea.* Geschlechtswerkzeuge.
2. *Microcystis myops.* Geschlechtswerkzeuge. Die vermutliche Pfeildrüse (*b.c*) wird von Semper als Peniscoecum aufgefaßt.
3. *Trochomorpha bicolor.* Penis, geöffnet. *a* Glans. *b* Ein dieselbe stützender Lappen. *c* Lappen in der Wand = Reizkörper?
4. *Trochomorpha timorensis.* Penis, geöffnet.
5. *Martensia mossambicensis.* Geschlechtswerkzeuge ohne die Zwitterdrüse. Das als Prostata (*p.r*) bezeichnete Organ ist vermutlich die Pfeildrüse.
6. *Everettia Moellendorffi.* Geschlechtsendwege mit geöffneter Pfeildrüsenscheide.
7. Die Spitze des Liebespfeiles von derselben.

7b. Die Spitze des Liebespfeiles von *Ariophanta javanica.*

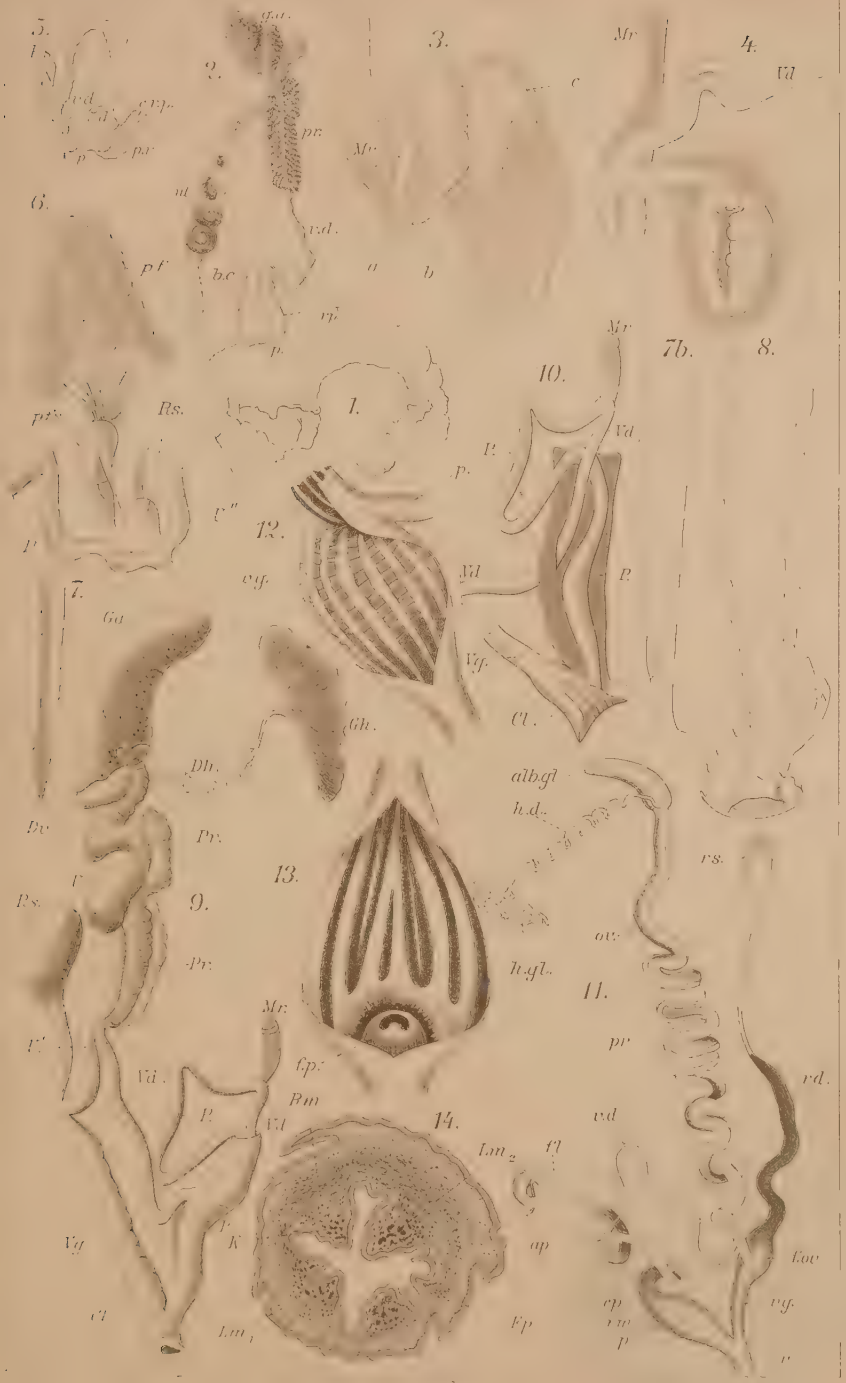
8. *Rotula rufa.* Kopfende der Spermatophore.
9. *Achatina panthera.* Geschlechtswerkzeuge.
10. Die Geschlechtsendwege mit geöffneter Penisscheide von derselben Schnecke.

11—13. *Amphidromus palaceus.*

11. Geschlechtswerkzeuge.
12. Vagina, geöffnet.
13. Penis, geöffnet.
14. Querschnitt durch die Glans von *Amphidromus chloris.*

alb.gl Eiweißdrüse. *ap* Appendix des Flagellums. *c.d* Kalkdrüse. *Cl* Atrium genitale. *c.r.p* Coecum retractoris penis. *Dh* Zwittergang. *Dv* Befruchtungstasche. *ep* Epiphallus. *Ep* Epithel. *fl* Flagellum. *f.ov* Eileiter. *f.p* Glans des Penis. *g.a* Eiweißdrüse. *Gh* Zwitterdrüse. *hd* Zwittergang. *h.gl* Zwitterdrüse. *K* Kalk. *Lm* Längsmuskeln. *Mr* Penisretractor. *ov* Eileiter. *p* Penis. *p.r* Pfeildrüse (in Fig. 5). *pr* Prostata. *r.d* Bursagang. *r.m* Penisretractor. *Rm* Ringmuskeln. *r.p* Penisretractor. *R.s, rs* Bursa copulatrix. *U* Uterus. *U'* Eileiter. *U''* Vagina. *ut* Uterus. *vd* Samenleiter. *vg. Vg* Vagina.

Fig. 1. 2. 5. 7b. 8 nach Semper. 3. 4. 6. 7. 9. 10 nach Wiegmann. 11—13 nach Collinge. 14 nach Jacobi.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith Anst. v. E.A Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel XXXVI.

Geschlechtswerkzeuge beschalter Stylommatophoren.
(Heliciden s. l.).

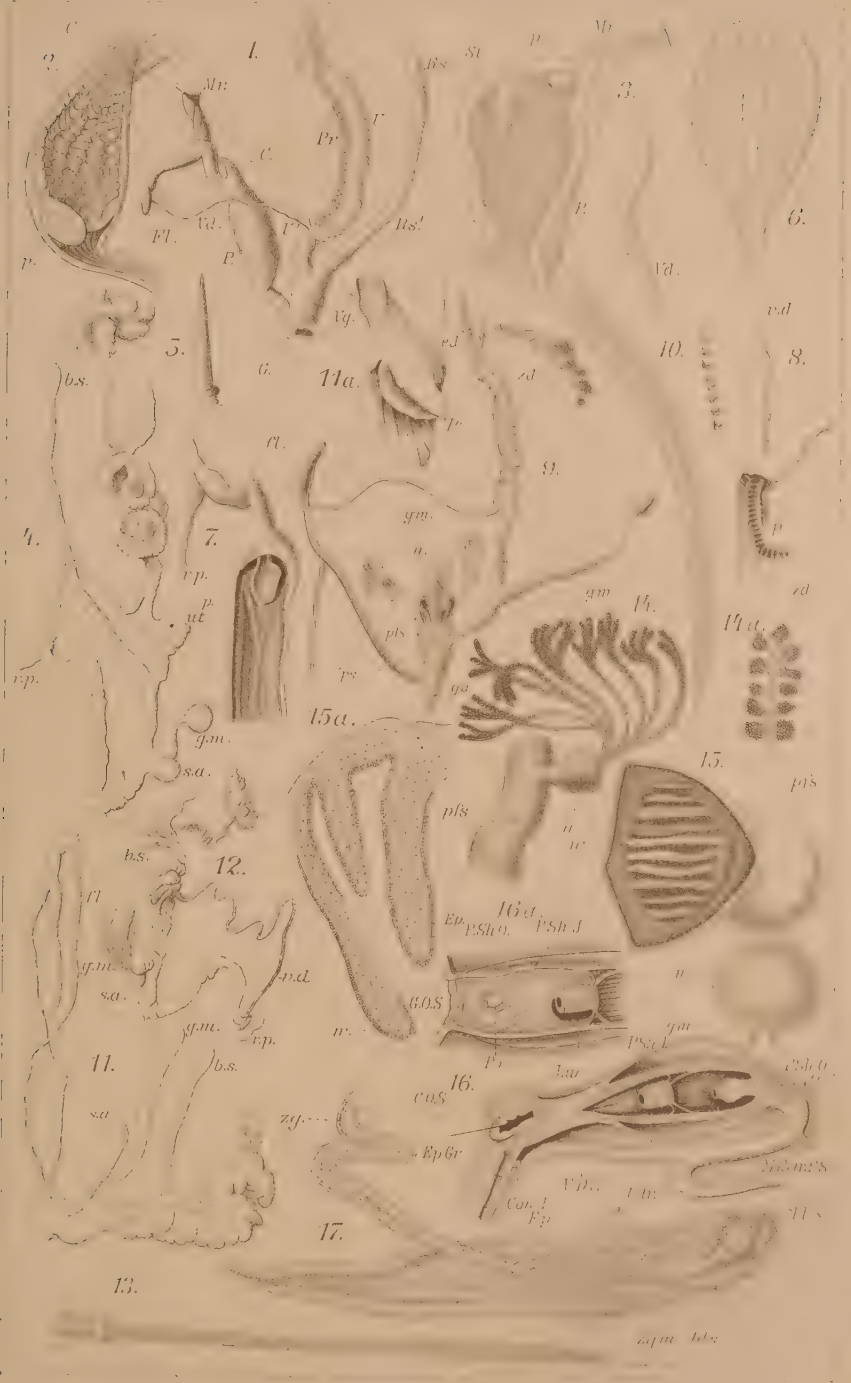
Fig.

1 und 2. *Planispira exceptiuncula.*

1. Genitalapparat, Endwege.
2. Penis, geöffnet.
3. *Planispira zonalis*, geöffneter Penis.
4 und 5. *Cochlostyla* (*Helicostyla*) *pythogastra.*
4. Genitalapparat.
5. Liebespfeil.
6. Längsschnitt durch die Pfeildrüse von *Cochlostyla Butleri.*
7. Geöffneter Penis von *Cochlostyla smaragdina.*
8. Geöffneter Penis (Penisscheide) von *Cochlostyla dataensis.*
9. und 10. *Trishoplita pallens.*
9. Genitalapparat.
10. Liebespfeil, daneben sein Häkchenbesatz.
11. Genitalendwege von *Chloritis sanziana.*
11 a. Penis derselben, geöffnet.
12. Genitalapparat von *Chloraea fodiens.*
13. Liebespfeil von *Chloraea benguetensis.*
14. *Acusta laeta.* Pfeildrüsenapparat.
14 a. Zwitterdrüse.
15. Pfeildrüsenscheide von *Eulota sphinctostoma* mit Längswülsten *w.*
15 a. Querschnitt durch drei dieser Wülste.
16. Der überzählige linke Penis einer *Helix pomatia*, in der oberen Hälfte geöffnet.
16 a. Derselbe, untere Hälfte, geöffnet.
17. Befruchtungstasche von *Helix pomatia*, Oberflächenansicht.

bls Blindschläuche der Befruchtungstasche. *b.s* Bursa copulatrix. *C* Coecum. *Con.T* Bindegewebstrang, der das Blindende des überzähligen Samenleiters an die Haut heftet. *C.O* Glans. *ei* Eier. *Ep* Epidermis. *Ep. Gr.* Hautfurche. *Fl*, *fl*, *Fl.S* Flagellum. *G* Geschlechtsöffnung. *g.m* Pfeildrüse. *G.O.S* Überzählige Geschlechtsöffnung. *Intr* Innere Penisscheide. *Mr*, *M. Retr. P.S* Penisretractor. *n* Nebenpfeilsack. *P*, *p* Glans. *pfs* Pfeilsack. *Pr* Prostata. *ps* Penisscheide. *P,Gh.I* Innere Penisscheide. *Rs* Bursa copulatrix. *Rs'* Bursagang. *s.a* Pfeilsack. *St.* fleischiger Reizkörper. *U* Uterus. *U'* Eileiter. *V.d*, *vd*, *V.D.S.* Samenleiter. *Vg* Vagina. *w* Wülste der Pfeildrüsenscheide. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang. *zgm* Mündung des Zwitterganges.

Fig. 1—3 nach Wiegmann. 4—8, 11—13 nach Semper. 9, 10, 14, 15 nach Jacobi. 16 nach Ashworth. 17 nach Meisenheimer.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXXVII.

Geschlechtswerkzeuge von Helix und von Raublungenschnecken.

Fig.

1. *Archelix punctata.* Genitalapparat.
2. *Plutonia atlantica.* Genitalapparat.

2a. Oviduct und Bursa derselben. Der oben geöffnete Oviduct zeigt die Pfeilpapille.

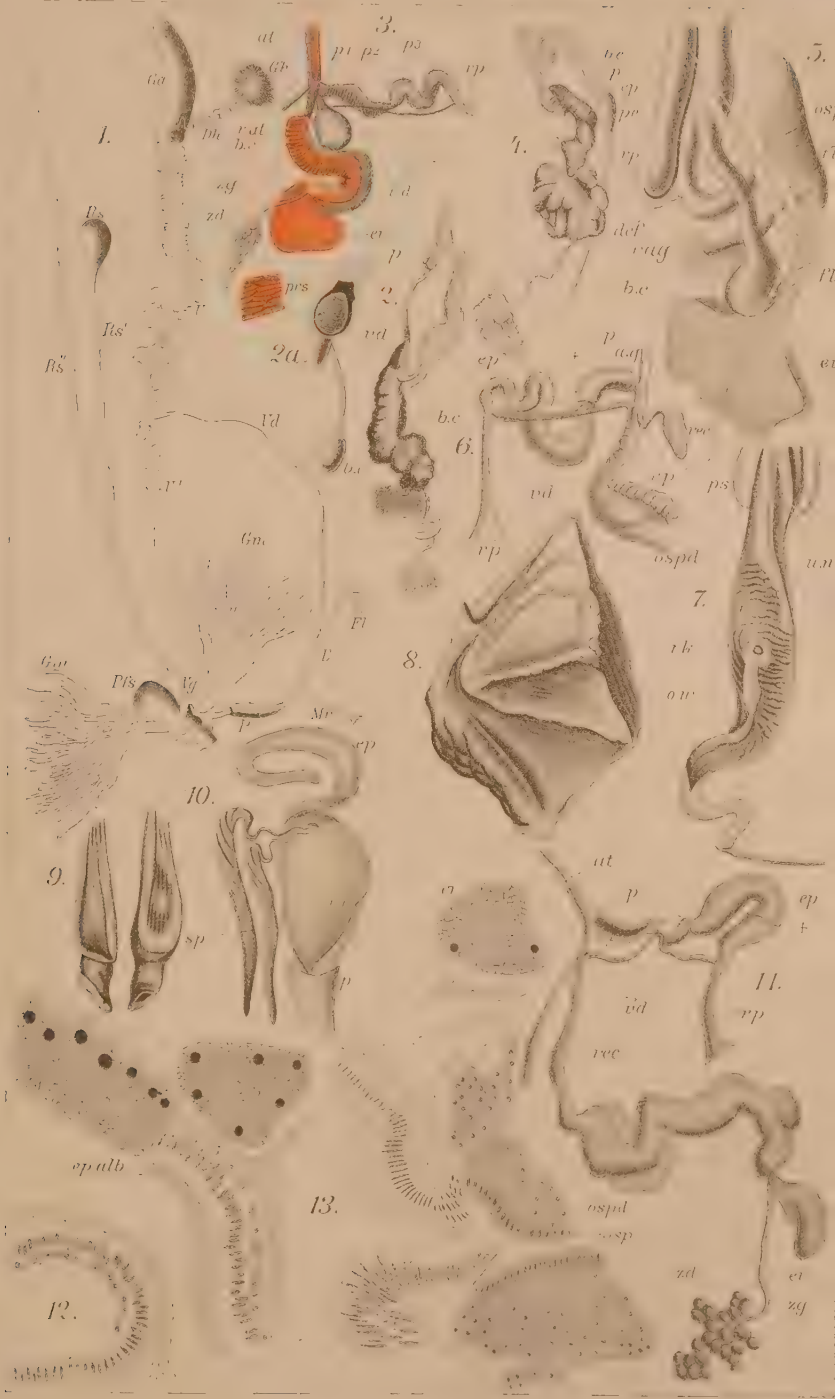
3. *Parmacellilla.* Genitalapparat. Links unten ein Teil der Prostata, rechts der Verlauf des Samenleiters. Die gelben und roten Farben entsprechen der Natur
4. *Daudebardia* (*Libania*) *Saulxyi.* Genitalapparat.
5. *Testacella fischeriana.* Genitalendwege.
6. *Phrixolestes adsharicus.* Genitalendwege.
7. Penis derselben Schnecke, geöffnet.
8. Reizkörper (Ritzer) von derselben.
9. *Trigonochlamys imitatrix.* Spermatophore aus dem Penis in verschiedener Ansicht, durch Druck der Wülste entleert.
10. Geöffneter Penis von *Hyrcanolestes velitaris* mit zwei Spermatophoren.
11. *Pseudomilax Ananowi.* Genitalapparat. Bei + hört die äußere Muskelscheide auf.

12 und 13. *Paryphanta Hochstetteri.*

12. Querschnitt durch die Mündung der Eiweißdrüse in den Zwittergang.
13. Querschnitt durch die Einmündung des Zwitterganges in den Spermoviduct.

a.g, *at* Atrium genitale. *b.c* Bursa copulatrix. *def* Samenleiter. *Dh* Zwittergang. *E* Epiphallus. *ei* Eiweißdrüse. *ep* Epiphallus. *ep alb* Epithel des Ausführgangs der Eiweißdrüse. *Fl*, *fl*, *fl'* Flagellum. *Gh* Zwitterdrüse. *Gm* Pfeildrüse. *Mr* Penisretractor. *osp*, *ospd* Spermoviduct. *o.w* oberer Wulst im Penis. *P*, *p*, *pe.* Penis. *Pfs* Pfeilsack. *prs* Prostataschläuche. *p.s* Muskelscheide des Penis. *r at* Retractor atrii. *rec* Bursa copulatrix. *rk* kalkiger Reizkörper (Ritzer). *rp* Penisretractor. *Rs* Bursa copulatrix. *Rs'* Bursagang. *Rs''* Divertikel des Bursaganges. *sp* Spermatophore. *u.w* Unterer Wulst im Penis. *vag* (Fig. 5) Eileiter. *Vd*, *vd* Samenleiter. *Vg* Vagina. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.

Fig. 1 nach P. Hesse. 2—4, 6—11 nach Simroth. 5 nach Plate. 12. 13 nach Beutler.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

Zu dem Geschlechtsweg kommen noch zwei Organe, die anfangs vorn lagen, der Penis und die Pfeildrüse. Der Penis scheint auf einen Epipodialtaster zurückzugehen, der nach Art der Stylommatophorenfühler eingestülpt wurde; die Pfeildrüse ist aus der rechten Lippendrüse entstanden. Fraglich bleibt nur noch, ob der Epiphallus aus dem Penis oder aus der Pfeildrüse hervorgegangen ist, *Siphonaria* deutet am meisten auf eine Pfeildrüse. Hier verwischen sich die Wege.

Die dritte Stufe ist auf sehr verschiedenen Bahnen erreicht worden und ist keineswegs abgeschlossen. Bezeichnend ist die immer stärkere Anlehnung der Bursa und der anfangs mit dem Penis verbundenen Pfeildrüse an den Spermoviduct, so daß auch ontogenetisch alle diese Organe aus einem einheitlichen Genitalschlauch hervorgehen. Nur der Penis wahrt seinen Charakter als selbständige Knospe.

Schließlich mag noch die scharfe Bestätigung Beachtung verdienen, welche die aus der anatomischen Übersicht gefolgerte Zusammensetzung der Genitalien in der Teratologie findet; denn bei abnormen Weinbergschnecken (s. o. S. 596) zerfiel der Geschlechtsapparat in die vier unabhängigen Teile, aus denen er sich phylogenetisch herzuleiten scheint:

α) Zwitterdrüse und Geschlechtswege bis zum Spermoviduct einschl. unter noch kümmerlicher Ausbildung des letzteren,

β) Pfeilapparat mit den Schleimdrüsen,

γ) Penis,

δ) Bursa copulatrix, die ganz ausgefallen war.

Nachtrag.

Soleoliferen: Es ist inzwischen gelungen, auf Grund der Genitalien die Vaginuliden wenigstens teilweise in Tribus und diese in Gattungen aufzulösen.*) *Vaginina* (anstatt *Vaginulopsis* s. o. S. 513) ohne Pfeildrüsen, die Pleuroprocten mit muskulöser, einfach durchbohrter Pfeilpapille und die Mesoprocten ohne solche; weiterhin die Gattungen nach der Form des Penis und den verschiedenen Modifikationen in der Verbindung des Canalis junctor mit der Bursa copulatrix geschieden. Hier zeigt sich oft die Entstehung einer sekundären Bursa, nachdem die primäre ihren Zweck, bei der Copula das Sperma aufzunehmen, aufgegeben hatte und nach der Verbindung mit dem Canalis junctor in den Dienst der Selbstbefruchtung getreten war. Die sekundäre Bursa benutzt entweder denselben Weg, der den Penis in die alte Bursa geleitet hatte, die Vagina also. Dann wird diese weiter zurückgeschoben und erscheint als Anhängsel der sekundären. Der Penis kann aber auch durch seinen Druck die neue Bursa als gesonderte Tasche erzeugen. So bei Vaginula mexicana. Pfeffer, der sie hier auffand, hielt daher die primäre Bursa, da

*) Simroth. Für Afrika in Völtzkows Reisewerk 1913, für Amerika in Fuhrmanns Columbia-Reise. Mém. soc. neuchâteloise sc. nat. V, 1912.

sie durch den Canalis junctor eine Spermazuleitung hat, für einen Penis neben dem typischen und redet von einem primären und einem sekundären Penis.

Die Einzelheiten mögen für den systematischen Teil aufbewahrt bleiben.

Während von der Copula der Vaginuliden keine direkten Beobachtungen vorzuliegen scheinen und nur an konservierten Tieren sich gelegentlich der ausgestülpte Penis, seltener die nach außen hervorgetretene Pfeilpapille feststellen läßt, ist bei den Oncidiiden wenigstens für die europäische *Oncidiella celtica* gegenseitige Begattung durch Joyeux-Laffuie sicher nachgewiesen.

Daudebardia. Wagner fand bei kaukasischen Daudebardien ein sehr merkwürdiges Verhältnis.*) Ihre Fortpflanzung fällt in die Jugendzeit. Die meisten sterben dann ab. Manche aber wachsen weiter, aber ihre Genitalien werden ganz rudimentär, der Genitalporus ist von außen nicht mehr zu sehen, ein höchst auffälliges Verhalten, auf das wir zurückkommen.

e) Die Bildung der Zeugungsstoffe bis zur Befruchtung.

Taf. XXXVIII u. XXXIX.

Hierher 669, 885, 960, 1159, 1162, 1167, 1187, 1199, 1207, 1212, 1216, 1218. Dazu folgende Arbeiten.

Ancel, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. Biol. XIX. 1902.

——, Sur la déterminisme cyto-sexuel des gamètes. Arch. de zool. expér. I. 1903.

Babor, J., Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verh. K. zool. bot. Ges. Wien 1898.

Bloomfield, V., The Development of the Spermatozoa. 2. Helix and Rana. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. XXI. 1881.

Bolles Lee, A., La régression du fuseau caryocinétique. La Cellule XI. 1895.

——, Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des Helix. ibid. XI. 1896.

——, Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia. Ibid. XIII. 1897.

——, Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. Ibid. XX. 1902.

——, L'évolution du spermatozoide de l'Helix pomatia. Ibid. XXI. 1904.

Bruyne. Contribution à l'étude de la cellule pelliculère des glandes génitales des Gastéropodes. Bull. Ac. sc. Belg. 1903.

Buresch, Iw., Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. f. Zellforschung. VII. 1911.

Chadwick, W., Self-fecundation in Planorbis vortex. Journ. of Conch. London X. 1903.

Demoll, A., Zur Spermatogenese von Helix pomatia. Zool. Anz. XXXVIII. 1911.

Duval, M., Recherches sur la spermiogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes. Rev. sc. nat. de E. Dubreuil. VI. 1878.

Godlewski, E., Über die Umwandlung von Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Bull. Acad. Cracovie 1897.

*) Baron O. Rosen. Mollusken Ciskaukasiens und speziell des Kuban-Gebietes. Ann. du Mus. zool. de l'Ac. Imp. St. Petersbourg XVI, 1911.

Godlewski, E., Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Ibid.

Henschen, F., Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gasteropoden. Anat. Anz. XXIV. 1903.

Holzfuss, E., Selbstbefruchtung einiger Süßwasserschnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XLVI. 1914.

Jourdain, M., Sur la conformation de l'appareil de génération de l'Helix aspersa dans le jeune âge. Rev. sc. nat. Montpellier. II. 1880.

Korff, K. v., Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. LIV. 1899.

Künkel, K., Zuchtversuche mit Campylaea cingulata Studer. Abhdlgen Senckenb. nat. Ges. XXXII. 1910.

——, Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken. Verhdlgen der Naturforscher und Ärzte. Karlsruhe 1911.

Lams, H., Recherches sur l'oeuf d'Arion empiricorum. Mém. publiés par la classe des sc. de l'Acad. de Belgique. II. 1910.

Linville H., 1900. Maturation and Fertilization in Pulmonate Gastropods. Bull. Mus. compar. zool. Harvard coll. XXXV. 1900.

Mirabella, A., Osservazioni sull' accrescimento degli oociti di Helix aspersa. Monit. zool. Ital. Anno XIII. 1903.

Murray, J., Contribution to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Zool. Jahrb. XI. 1898.

Nußbaum, J., Die Entstehung des Spermatozoons aus der Spermatide bei Helix lutescens. Anat. Anz. XVI. 1899.

Obst, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVI. 1899.

Platner, G., Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. An. XXV. 1885.

——, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Ibid. XXVI. 1886.

——, Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Ibid. XXVII. 1886.

——, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Ibid. XXXIII. 1889.

Popoff, M., Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Ibid. LXX. 1907.

Prenant, A., Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La Cellule. IV. 1887.

Prowazek, S., 1901. Spermatologische Studien. 1. Spermatogenese der Weinbergschnecke. Arb. Zool. Inst. Wien. XIII. 1901.

Rath, O. vom, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. XL. 1892.

Rieper, H., Studien an Succinea. Ann. Soc. zool. et malacolog. de Belgique. XLVII. 1913.

Schapiro, J., Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus. Biol. Zentralbl. XXII. 1902.

Soós, L., Spermiogenesis of Helix arbustorum. Annales musei nationalis Hungarici. VIII. 1910.

——, Degeneration and phagocytosis of the egg cells of the Gastropods. Ibid. IX. 1911.

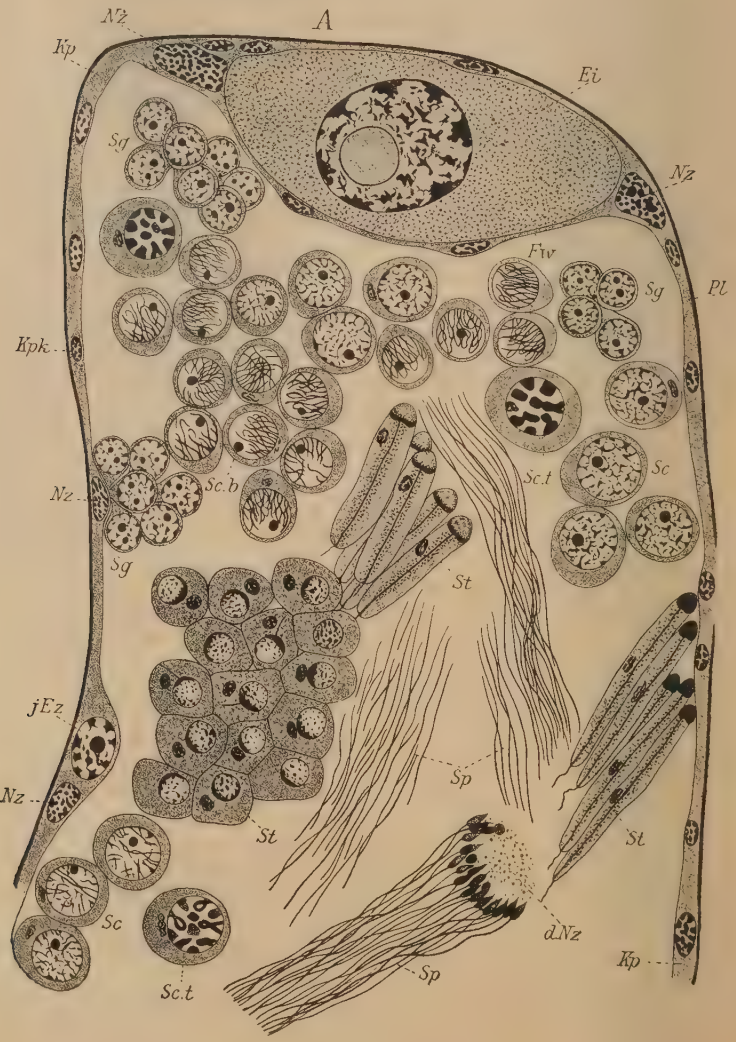
Tschassownikow, S., Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anat. Hefte 29. 1905.

Wachburn, C., Oökinesis in Limax maximus. The American Naturalist. XXVIII. 1894.

Ziegeler, Selbstbefruchtung bei Limnaea stagnalis. Wochenschr. für Aquarien- und Terrarienkunde. V. 1908.
Ziegler, H. E., Die Erklärung der Mendelschen Regel. Zool. Anz. XXXIII 1908.
Zimmermann, K., Über den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. Anat. Ges. 1891.

Die Pulmonaten sind vielfach zu allgemeinen Untersuchungen über die Histogenese von Zeugungsstoffen benutzt worden. Hier ist namentlich das Besondere zu berücksichtigen, in Rücksicht auf den Raum. Zu einer durchgreifenden Übersicht ist Buresch gekommen, wenn auch noch einige Ergänzungen und Korrekturen seiner Darstellung sich nötig machen

Fig. 205 A.



Buresch hat an *Helix arbustorum* gearbeitet, die sich von anderen *Helices* kaum unterscheidet, höchstens daß sie nur anderthalb Jahr lebt und nur 60 bis 80 Eier legt.

Im allgemeinen gelten die Pulmonaten als protandrisch, nach Babors Untersuchungen. Doch ist wenig bekannt, und der Zyklus wechselt, so soll *Limax maximus* zuerst weiblich, dann hermaphroditisch, dann männlich, dann wieder hermaphroditisch und endlich wieder weiblich sein.

Die Zwitterdrüse besteht nach Buresch aus zahlreichen Acinis, welche in einen gemeinsamen Vorraum münden, der mit dem Zwittergang in Verbindung steht. Jeder Acinus wird außen von einer strukturlosen Haut, der Tunica oder Pleura (Kamillo Schneider) umschlossen. Hier sitzt innen das Keimepithel an. Es ist ein einschichtiges Syncytium, in welchem sich außer den Kernen dieses Epithels noch die der Ei- und Nährzellen befinden, während die männlichen Keimzellen, sobald sie sich aus den indifferenten Keimepithelzellen differenziert haben, aus dem Verbande des Syncytiums loslösen und ihre weitere Entwicklung im Lumen durchmachen. Wir haben also vier verschiedene Elemente:

a) das Keimepithel,
b) die Nährzellen,
c) die Eizellen,
d) die männlichen Elemente.

Anfangs ist nur a vorhanden. Einzelne Kerne vergrößern sich und ändern die Anordnung ihres Chromatins, es entstehen indifferente Ge-

Fig. 205 B.

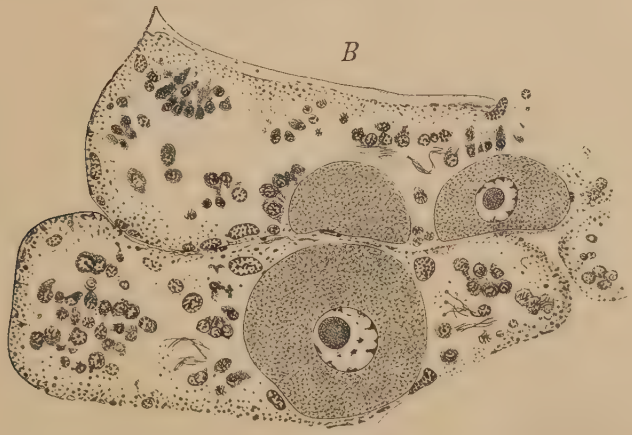


Fig. 205A und B. *Arianta arbustorum*. *A* Ende eines Acinus einer vollentwickelten Zwitterdrüse. *B* Degeneration der männlichen Geschlechtselemente vor der Eiablage. *dNz* Degenerierte Nährzelle. *Ei* Eizelle. *Fw* Follikelwand. *jEz* Junge Eizelle. *Kp* Keimepithel. *Kpk* Keimepithelkern. *Nz* Nährzelle. *Pl* Pleura. *Scb* Spermatocyten im Bukettstadium. *Sct* Spermatocyten in Tetradenbildung. *Sg* Spermatogonien. *Sp* Spermien. *St* Spermatiden. Nach Buresch.

schlechtszellen. Lösen sie sich aus der Wand los und fallen ins Innere, dann werden sie zu d, zunächst zu Spermatogonien. Bleiben sie in der Wand, so werden sie zu Eizellen c. Wieder andere Kerne des Keimepithels vergrößern sich, zerstückeln ihr Chromatin und lassen sich besonders stark färben. Sie werden zu Nährzellen b, die sehr verschieden bezeichnet und gedeutet wurden, als Ovules mâles von Duval, als Cellules blastophorales von Bloomfield, als Basalzellen von Platner, als Ammen von Zimmermann. Die Zerstückelung des Chromatins deutet, so gut wie die erhöhte Tingierbarkeit auf gesteigerten Stoffwechsel; denn sie haben der Keimdrüse die Stoffe zu entnehmen, die sie in die Eizelle übertragen.

Die Nährzellen, die in Wahrheit zum Syncytium gehören und nur durch ihre Kerne sich herausheben, ohne eigentliche Zellgrenzen, dienen, solange sie in der Wandschicht bleiben, zur Ernährung der Eier. Auch die jungen Eier sind zunächst nur durch den größeren Kern im Syncytium des Keimepithels gekennzeichnet. Mit weiterem Wachstum erst schält sich eine gesonderte Zelle heraus. Sie liegt stets innerhalb des Syncytiums, das sie ringsum überzieht, mithin einen Follikel bildet. Die Kerne des Syncytiums in dieser plasmatischen Follikelmembran können ganz verschieden liegen, bald auf der Seite der Tunica, bald nach dem Lumen der Drüse zu. Stets ist der Eizelle eine Nährzelle benachbart oder auch zwei. Die Eizelle ist dementsprechend nicht oval, sondern nach der Seite der Nährzelle keilförmig ausgezogen. Besonders charakteristisch ist der Ausfall des Oogonienstadiums. Die Eizelle hat von Anfang an als Oocyte zu gelten, die sich nicht mehr teilt bis zur Ausstoßung der Richtungskörperchen in der Reduktionsteilung. Ähnlich Buresch läßt Soós die Eizelle lediglich durch Osmose wachsen, ohne Aufnahme und Vernichtung anderer Zellen. Was man bisher vielfach für solche gehalten hat, sind im Gegenteil degenerative Prozesse. Der Ausfall der Oogonien hängt wohl mit der geringen Anzahl der Eier zusammen. Die Follikelbildung hat möglicherweise auch die Aufgabe, die Befruchtung durch das eigene Sperma in der Zwitterdrüse zu verhüten, da jederzeit auch reife Spermien da sind (s. o.). Die Angaben verschiedener Autoren, wonach die Follikelzellen zur Ernährung der Eizelle dienen, sollen auf der Verwechslung beruhen, daß sie in Degeneration begriffene Oocyten beobachteten. Bei der Schrumpfung kann es geschehen, daß ein Follikelkern in eine Wandvertiefung gerät und nun anscheinend im Innern des Cytoplasmas liegt. Die Ernährung erfolgt nur durch die Nährzellen, deren Nachbarschaft allein die Determination der indifferenten Geschlechtszellen nach der weiblichen Seite hin entscheidet. Allerdings sollen sich auch die Zellen des Keimepithels, die sich an der Bildung der Follikelwand beteiligt haben, zumeist später noch zu Nährzellen umwandeln. Der Kern der Oocyte wächst stark, sein großer Nucleolus bildet sich in einen Doppelnucleolus um, wie es Ancel von *Helix*, Lams von *Arion* beschrieb.

Schließlich hat der Kern, nachdem er reichlich den dritten Teil des Durchmessers der Eizelle erreicht hat, einen großen Plastinnucleolus. So wandert die Oocyte aus der Zwitterdrüse aus, um im Zwittergang oder Receptaculum die Reifeteilungen durchzumachen.

Die indifferenten Geschlechtszellen, die keine Nährzellen neben sich haben, konzentrieren aus dem *Syncytium* einen Plasmaleib um ihren Kern, lösen sich von der Wand los, fallen ins Innere und sind damit zu Spermatogonien erster Ordnung geworden. Sie haben eine dünne Plasmaschicht und einen runden Kern mit deutlichem Nucleolus. Sie liegen meist in der Nähe der Wand und stellen in jungen Zwitterdrüsen die einzigen männlichen Elemente dar. Durch rasche Teilung gehen daraus die Spermatogonien zweiter Ordnung hervor, die meist traubenförmig zusammenhängen, den größten Teil des Lumens erfüllen und von Buresch für die erste männliche Anlage genommen wurden. Sie sind viel kleiner als die Spermatogonien erster Ordnung, ihre Kerne enthalten 1, 2 oder 3 Nucleolen. Sie vergrößern sich zu Spermatocyten, die durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen (Reifeteilung) die Spermatiden und schließlich durch deren Ausgestaltung die Spermien ergeben. In den Endzellen hat *Helix arbustorum* mit Sicherheit 24, in den Spermatogonien erster Ordnung über 40, wahrscheinlich 48 Chromosomen.

So lauten die neuen Angaben übereinstimmend, nachdem Soós, dem wir jetzt in einer Arbeit über die Spermiogenese folgen, manche Fehler der Vorgänger korrigiert hat, während zuletzt Demoll abermals Verbesserungen anbringt, ohne doch den letzten und tiefsten Problemen beikommen zu können. Die Hauptfrage bleibt natürlich die nach dem Verhalten der Chromosomen in den Reifeteilungen, nach ihrer Aufteilung, ihrer Individualisierung, der Konjugation von Chromosomen gleicher oder ungleicher Abstammung, dem Vorkommen von Heterochromosomen u. dgl., das Studium erstreckt sich, wie gewöhnlich, in erster Linie auf die männlichen Elemente, bei deren Herstellung kein Chromatin verloren geht, gegenüber den Oocyten, bei deren Reduktion die Richtungskörperchen ausgestoßen werden. Bei den letzteren käme es wohl noch darauf an, die Fälle zu untersuchen, wo bei Viviparität nur wenige Eier zur Reife gelangen, ob dabei von Anfang an weniger Eier erzeugt werden, oder ob mehr durch Degeneration zugrunde gehen (s. u.).

Die Reduktionsteilung.

Ich beschränke mich auf die Arbeit von Soós, in welcher die Kritik der früheren Abhandlungen nachzulesen ist, und die Bemerkungen von Demoll.

Die Teilung der Spermatogonien erfolgt bei *Helix arbustorum* in der gewöhnlichen Weise, Bildung des Spirems, Verkürzung der 48 Chromosomen zu runden oder ovoiden Formen, Einstellung in der Äquatorialplatte usw.

Die Spermatocyten haben wenig Cytoplasma und einen großen Nucleus. Er enthält das übliche Netzwerk mit den Chromomeren, von denen die größten in den Kreuzungspunkten des Netzwerks liegen, dazu immer in den Spermatocyten erster Ordnung einen beträchtlichen Nucleolus. Die Teilung beginnt mit der Zusammenziehung des Fadengerüstes und des Chromatins. Sie steigert sich zur Synapsis. Die Chromatinfäden liegen auf einer Seite des Kernes, dessen andere Hälfte klar bleibt; zwischen ihnen liegt der Nucleolus. Zunächst sind die Chromatinfäden schlank im leptotenen Kernstadium, plötzlich verdicken sie sich und gehen zum pachytenen über. Dabei bilden die Chromatinfäden Schlingen, deren offene Enden sich gegen den Nucleolus richten, der ebenso zunimmt wie das Cytoplasma, es entsteht das Bukett. Jetzt tritt im Cytoplasma der Nebenkern auf, der verschieden gedeutet und benannt wurde, als Pseudochromosomen, Mitochondrien, Idiozom, Reste der Spindelfasern von der letzten Teilung usw. Er besteht aus einer homogenen Masse, die von Chromatin umlagert ist, das sich zu regelrechten Stäbchen formt; andere solche Mitochondrien liegen im Cytoplasma verteilt. Soós schließt sich der Ansicht an, daß der Nebenkern durch Austritt aus dem Kern entsteht, um das überflüssige Chromatin, das beim Wachstum sich bildete, hinauszuführen und ihn zu entlasten. Dabei wird Goldschmidts Hypothese herangezogen, wonach sich das Chromatin in Idiochromatin, den Vererbungsträger, und Trophochromatin, den Regulator der physiologischen Funktionen, teilt, wiewohl ein Unterschied nicht sichtbar hervortritt. Der Nebenkern entspräche also dem ausgetretenen Nucleolus mit dem überflüssigen Trophochromatin, während das Idiochromatin im Nucleus verbliebe. Der Austritt des Nucleolus aus dem schwellenden Kern würde durch Platzen der Kernmembran an ihrer schwächsten Stelle erfolgen. Der Hergang ist mit einem Wachstum der Zelle verbunden. Im Kern werden jetzt die Chromatinschleifen durch entsprechend angeordnete Chromomeren rosenkranzförmig (s. u.), sie spalten sich und verteilen sich dann zum gewöhnlichen Gerüst. Immer sind die gespaltenen Chromomeren von gleicher Größe. Nach diesen Vorbereitungen rücken die Chromatinelemente wiederum zusammen, um gesonderte Chromosomen zu bilden, bald zerstreut im Kern, so daß eine Anzahl von Gruppen entsteht, bald auf einen Haufen. Das Ende dieses Vorgangs ist die Verteilung von 24 kompakten Chromosomen von sehr verschiedener Form dicht unter der Kernmembran. Inzwischen erscheint im Cytoplasma (nicht zuerst im Kern, wie es Bolles Lee bei *Helix pomatia* sah) das Centrosoma, zunächst das Centriol, dann die Centrosphäre, es teilt sich, die beiden Centrosomen rücken an die entgegengesetzten Pole, die Kernmembran schwindet, die Chromosomen stellen sich in die Äquatorialplatte ein, dabei gehen sie aus ihrer unregelmäßigen Gestalt in eine regelmäßige Stäbchenform ein, die Stäbchen richten sich mit ihrer Längsachse in die Spindelfasern und spalten sich der Länge nach. In der Metaphase zeigen sich nun folgende Chromosomen:

1. Gewöhnliche Chromosomen (wahrscheinlich) 24,

2. zwei sehr kleine Chromosomen, welche sich auf die beiden Tochterzellen verteilen. Sie entstammen einem kleinen unpaaren Chromosom, das schon in der Prophase kenntlich ist,

3. ein unpaares Chromosom, oder ein chromosomartiger Körper, welcher am Ende der Metaphase ins Cytoplasma rückt.

Nr. 2 hält Soós für Heterochromosomen, wie sie bisher unter den Gastropoden nur von Ziegler für *Helix nemoralis* nachgewiesen wurden; zu welcher Kategorie von Heterochromosomen sie gehören, blieb unbestimmt. Nr. 3 soll der Nucleolus sein (s. u.)

Die zweite Reifeteilung kann sich der ersten so schnell anschließen, daß die Telophase noch nicht erreicht ist und die Spindelfasern noch nicht verschwunden sind. Dann sieht man den Teilungsapparat sich um 90° drehen. Bleibt eine kurze Pause zwischen beiden Teilungen, dann haben sich die Chromosomen noch nicht wieder ins Netzwerk mit den Chromomeren aufgelöst. Doch kann die Pause sich auch so weit verlängern, daß wieder ein gewöhnliches Kerngerüst hergestellt wird, in dem nur die Fadenverbindungen schärfer hervortreten. Die Chromosomen ließen sich bei der zweiten Reifeteilung, aus der die Spermatiden hervorgehen, weniger genau verfolgen.

Demoll bringt, nachdem er auf Kleinerts Nachweis von der verschiedenen Größe der Chromosomen aufmerksam gemacht, mancherlei Abweichungen von Soós' Darstellung. Das kleine unpaare Chromosom Nr. 2 (s. o.) hat er nicht gefunden, den Nucleolus Nr. 3 hält er für ein Doppelchromosom, das nur in die eine Spermatocyte II. Ordnung übertritt und in der kommenden Teilung bisweilen noch nachweisbar ist. Nach seiner Schilderung vereinigen sich die Chromosomen bereits nach der letzten Spermatogonienteilung zu Paaren, so daß sie zwei eng aneinandergelegten Hanteln gleichen, mit sehr dünnen Verbindungsstücken Dann ziehen sie sich in die Länge und umwinden sich spiralig. Es folgt das leptotene Kernstadium und die Einordnung zum Bukett. Dabei wird die spiralige Umwindung immer enger, was den Vorgängern eine rosenkranzförmige Struktur vortäuschte (s. o.). Mit der Auflösung des Bukettstadiums lockert sich die Spirale, und die Chromosomenfäden verschwinden gleichzeitig.

Die Vorbereitung zur Teilung beginnt mit dem Sichtbarwerden der Chromosomen; paarig geordnet, werden sie durch Kontraktion zu einem kompakten, U-förmigen Chromosom, das sich zum Ring schließt. In ihm lassen sich immer noch die beiden Chromosome erkennen. Vor der Teilung werden typische Tetraden gebildet, immer mit starken Größenunterschieden zwischen den einzelnen Gruppen. In der ersten und zweiten Spermatocytenteilung liegen in der Äquatorialebene 24 Chromosomen. In welcher Teilung die Reduktion eintritt, ist nur zu vermuten. Sicher ist sie mit Symmixis verbunden.

Während sich die Chromosomen in die erste Äquatorialebne einordnen, liegt stets eine Tetrade außerhalb im Plasma (der Nucleolus Soós, s. o.). Sie geht nur an den einen Pol der Spindel, und zwar bevor die Teilung der übrigen Tetraden einsetzt. Bei der zweiten Teilung sieht man die Tetrade gelegentlich wieder, d. h. natürlich in der Hälfte der Fälle. Jetzt wird auch sie aufgeteilt. So kommt es, daß die Hälfte der Spermatiden nur 23 Chromosome erhält, die andere Hälfte 23 Chromosome und eine halbierte Tetrade.

Die Bildung der Spermatozoen (Taf. XXXVIII).

Isolierte junge Spermatiden sind rund. Sie enthalten bei *Arianta arbustorum* nach Soós außer dem Kern zwei Centriole, den Nebenkern, den Chromatoidkörper, Mitochondrien. Als Chromatoidkörper wird, wie bei den Spermatocyten, eine größere Masse bezeichnet, die von einem helleren Hof umgeben ist und sich färben läßt wie Chromatin. Die Centriole gehen aus dem Centriol der letzten Teilungsspindel hervor. Das distale stellt sich unmittelbar unter der Zellmembran ein, vom Kern möglichst entfernt, das proximale wandert zum Kern und liegt in einer becherförmigen Vertiefung seiner Wand gleich nach seiner Wiederherstellung. Es ist von einem hellen Fleck umgeben, dem „Hyaloplasma“ Bolles Lees. Die Angaben differieren etwas. Vom distalen Centriol, das sich dabei zur Scheibe abflacht, wächst jetzt ein Faden aus nach beiden Seiten, nach außen als Schwanzfaden, nach innen gegen das proximale Centriol zu, das bald erreicht wird. Der innere Achsenfaden wächst schneller, ist und bleibt dicker, währenddem sondert sich im Kern das Chromatin und bildet einzelne, scharf umschriebene Flecken auf klarem Grund, schließlich konzentriert es sich zu einer dichten Masse neben dem proximalen Centriol, während der Kernsaft in der Regel nach dem künftigen Vorderende verdrängt wird und schließlich aus der Kernmembran austritt. Doch braucht der dadurch entstehende helle Fleck nicht immer am Vorderende zu liegen, ja er kann einen Ring um den Kern bilden. Vor dem hellen Fleck, noch ehe er verschwindet, tritt ein feines Chromatinstäbchen auf, das zum Perforatorium wird. Seine Herkunft ist noch dunkel, die Angaben, es entspräche dem ausgetretenen Nucleolus, verwirft Soós, da die Spermatiden keinen Nucleolus haben sollen. Bei der Verlängerung der Spermatiden rückt der Kern unmittelbar an das Stäbchen heran, er ist zunächst noch herzförmig, indem das proximale Centriol als Stäbchen von hinten her in ihn eindringt. Ihm nahe liegt der Nebenkern, weiterhin Mitochondrien und Chromatoidkörper. Das distale Centriol hat sich in zwei hintereinanderliegende Scheiben geteilt, die vom Achsenfaden perforiert sind. Sie sind bei reifen Spermatozoen nicht mehr sichtbar. Bei der weiteren Streckung nimmt der Kern die definitive Form an, konisch oder etwas schraubig; ein Mantel von Cytoplasma fehlt ihm, denn das wird immer mehr nach hinten gedrängt, so daß also die Verschmälerung von vorn nach hinten

fortschreitet. Schließlich läßt sich die Plasmascheide noch immer vom Achsenfaden unterscheiden, denn das Axialfilament durchbohrt das vordere Centriol, während die Scheide dem Querdurchmesser des Centriols entspricht. Ein Spiralband auf der Scheide soll aus den Mitochondrien und dem Nebenkern entstanden sein.

Die Spermatiden gebrauchen zu ihrer Ausreifung sehr starker Ernährung. Sie entnehmen sie den Basiszellen, d. h. den Nährzellen, denen die gleiche Aufgabe zufällt, wie den Sertolizellen im Säugerhoden, indem sie, bündelweise, mit ihren Vorderenden, d. h. Kernen, später Köpfen, sich solchen zuwenden, durch chemotaktischen Reiz geleitet. Doch sollen ebenso auch degenerierende Eier verwendet werden (s. u.).

Die reifen Spermatozoen (Taf. XXXIX).

Von den mancherlei Beschreibungen, unter denen die von Platner die eingehendsten sind, kann abgesehen werden angesichts der genauen Schilderungen von Retzius (Biolog. Untersuchungen N. F. XIII. 1906). Er stellt die Ähnlichkeit der Spermien der Pulmonaten mit denen der Opisthobranchien fest, die eine der vier Gruppen ausmachen, in die er die Spermien der Gastropoden einteilt. Hier ist der Kopf klein, oval oder konisch, oft mehr oder weniger spiralig gedreht, mit Spitzenstück (Perforatorium) und einem in der Längsachse des Kopfes vom Verbindungsstück eine kleine Strecke emporsteigenden Stäbchen, an dessen vorderem Ende sich gewöhnlich ein proximales Centralkörperchen (das proximale Centriol) nachweisen läßt. Das Verbindungsstück (das gestreckte Cytoplasma) ist sehr lang mit einem Centralkörperring am vorderen Ende; es besteht aus einem ventralen, gewöhnlich gestreckten, zuweilen aber etwas spiralig gedrehten Achsenfaden, welcher von einer Hülle umgeben ist, die bei mehreren Familien eine spiralig gewundene Struktur zeigt, sowie in der Regel aus einem diesen Faden in bestimmter Richtung umwindenden, äußeren Spiralfaden. Das Hauptstück ist im allgemeinen kurz, das Endstück ist zuweilen scharf abgesetzt.

Dazu von Einzelheiten:

Bulimus hat einen kleinen konischen Kopf. Das Mittelstück besteht aus dem zylindrischen Stütz- und einem in langen Windungen sich darum legenden Spiralfaden, auch nach hinten verjüngt. Dazu kommt noch ein feiner, mit dem Stützfaden eng verbundener, ebenfalls schraubig verlaufender Strang.

Bei *Succinea* werden die Spiralbänder verwickelter. Der kleine Kopf schmal oval, etwas schief gedreht. Das sehr lange Verbindungsstück zeigt mehrere verschiedene Bänder, die sich, wie überall, zu einer rechts gewundenen Schraube drehen, und zwar ist ein mehr hervortretender, breiter heller Strang, an dessen Mitte ein feiner dunkler liegt, von zwei schmäleren, gleich breiten und niedrigen Strängen getrennt. Die Deutung ergibt sich aus noch nicht ganz gereiften Spermien. Hier sieht man einen Stützfaden von einem dicken zylindrischen Spiralfaden umwunden. Nachher kommen

außer diesem flache Spiralbänder um den Stützfaden hinzu, bis sich schließlich der dicke Spiralfaden abflacht und noch über diese weglegt. Man hat sich wohl das Cytoplasma mit Mitochondrien und Nebenkern in spiralige Leisten von verschiedener Höhe geschraubt zu denken, die nachher niedergedrückt und aufeinander gepreßt werden.

Die Spermien von *Helix* (*pomatia* und *hortensis*) sind außerordentlich lang und haben einen schmalen, etwas schiefgedrehten Kopf. Das Verbindungsstück besteht aus einem Stützfaden und einem in langen Touren darum gewundenen Spiralfaden. Im Innern des ersteren läuft ein feiner Achsenfaden.

Die ziemlich kurzen Spermien von *Limax agrestis* zeichnen sich durch den spiral gewundenen Kopf aus. Das Verbindungsstück besteht ebenfalls aus dem Spiral- und dem Stützfaden, letzterer aber bildet wieder eine aus zwei Fäden gedrehte Schnur, mit einem Achsenfaden im Innern. Hinten ist die Grenze gegen das Hauptstück schwer zu erkennen. Es schließt mit einem blassen Endstück.

Die langen Spermien von *Physa* erscheinen etwas einfacher, der etwas unregelmäßige Kopf zeigt eine schwache Spiraldrehung, das Verbindungsstück läßt sich nicht in verschiedene Fäden zerlegen, sondern zeigt nur eine Doppelschraube, indem zwei Spiralkämme einander parallel verlaufen, in derselben dexiotropen Anordnung.

Der Kopf der langen *Planorbis*-Spermatozoen ist rübenförmig, einerseits eingeknickt, mit langem Spitzenstück. Das Verbindungsstück zeigt eine dreifache Schraubenlinie, so zwar, daß jedesmal der dritte Umgang stärker hervortritt. Dieser ist das Spiralband, das, wie unreife Formen lehren, aus Mitochondrien hervorgeht. Die beiden anderen Spirallinien gehören zum Stützfaden.

Die Spermien von *Limnaea* sind außerordentlich lang, sie scheinen in einiger Hinsicht gewissermaßen auf einer nicht ganz ausgereiften Stufe stehen geblieben zu sein, insofern noch mehr Teile von Cytoplasma erhalten sind, als gewöhnlich. Der kleine Kopf ist schief oval mit vorn abgerundetem Perforatorium. Hinten wird der Kopf, wie gewöhnlich, von einem Ring getragen, der aus dem proximalen Centrosom hervorgegangen ist; ebenso tritt durch den Ring der Achsenfaden, der vorn mit dem Centriol endigt. Aber hinter dem Ring folgt erst noch eine Art Halsstück, als ein blasser becherförmiger Kragen. Hier ist das Hyaloplasma geblieben, und der Kragen ist die Zellwand. Das sehr lange Zwischenstück verjüngt sich gleichmäßig nach hinten, wo es vom Hauptstück, d. h. der Endgeißel, scharf abgesetzt ist. Es wird bis zum Ende deutlich von drei parallelen Spirallinien umsponnen, so zwar, daß deren Schraubenumgänge sich nach hinten immer länger ausziehen und nach vorn zusammenschieben. Zwei von diesen Linien ragen stärker hervor, und Maceration zeigt, daß sie die beiden Seitenränder eines Spiralbandes darstellen; es handelt sich wohl um die Abflachung einer einseitigen

Längswulst des Cytoplasmas, die sich beim Zusammenknebeln der langen Zelle abgeflacht hat. Die dritte niedrigste Linie wurde nicht erklärt.

Stimmen somit im allgemeinen die verschiedenen Pulmonatenspermien gut überein, so scheint *Ancylus lacustris* eine Ausnahme zu bilden, mindestens ein Extrem, nach den Abbildungen, die Retzius gibt, ohne im Text darauf einzugehen (l. c. Taf. IV). Hier ist der Kopf ganz außerordentlich lang, er beträgt wohl den vierten Teil der Länge des Verbindungsstücks, von dem er sonst, etwa nach der Figur von der Ackerschnecke, noch kaum den zwölften ausmacht. Dabei ist er kaum dicker, wie das Verbindungsstück und wie dieses, vollständig spiralig geschraubt, die Schraube mag 80 Touren beschreiben, oder wenn es, wie es scheint, eine Doppellinie sein sollte, die Hälfte. Vorn spitzt es sich ganz allmählich und gleichmäßig zu. Jüngere Köpfe sind viel kürzer, dick, rübenförmig mit Perforatorium. Auf weiterer Entwicklungsstufe wird die Verlängerung und Schraubenwindung sehr deutlich. Das Centrosom ist normal, ein Ring, vom Stäbchen durchbohrt, das vorn im Centriol endigt und hinten in den Achsenfaden übergeht. Dieses durchsetzt das Mittelstück, das merkwürdigerweise einfach zylindrisch bleibt, ohne alle Spiralstruktur. Hinten folgt eine blasse Endgeißel, kaum dünner als das Verbindungsstück. Das Auffallende würde also, wenn ich die Bilder richtig deute, die Tatsache sein, daß bei *Acroloxus* nur der Kopf die Spiralwindung aufweist. Man hätte hier etwa *Agriolimax* anzuschließen, bei dem Kopf und Verbindungsstück geschraubt sind, und dann die übrigen, bei denen die Spiraldrehung sich auf das Verbindungsstück beschränkt; höchstens zeigen noch Spermien, wie die von *Planorbis*, eine schwache Andeutung der Aufwindung des Kopfes.

Für die Schraubenwindung der Spermien dürfte Künkels Beobachtung an *Arion* von Interesse sein, wonach bei dessen unbeweglichen Samenelementen der Schwanz sich auf Wasserzusatz uhrfederartig zusammenrollt, als ein Beweis für die asymmetrische Struktur des Mittelstücks, dessen eine Längsseite offenbar mehr quillt als die andere. Die Ursache liegt wohl schon in dem Spermatidenstadium, wo der Achsenfaden, der vom distalen Centriol gegen das proximale durch das Cytoplasma sich hindurchschiebt, dem Nebenkern ausweichen muß.

Endlich noch die jüngste, höchst auffällige Angabe von Rieper, wonach bei *Succinea putris* zwei verschiedene Spermienarten vorkommen; die eine hatte einen bedeutend dickeren Kopf und Schwanz und eine größere Beweglichkeit als die andere, bei der der Kopf länger und schmäler, fadenförmig ist, was wohl an *Acroloxus* erinnert. An der Reife ist nicht zu zweifeln, da es sich um Sperma handelte, das eben bei der Begattung in die Bursa übertragen war. Bemerkenswert ist dabei, daß sich beide Formen voneinander getrennt hielten.

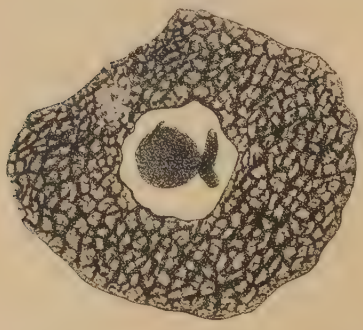
Schicksale der Zeugungsstoffe während des Lebens der Schnecken.

Schon wenige Tage nach dem Ausschlüpfen enthält die Gonade von *Arianta arbustorum* nach Buresch in der Wand außer dem Keimepithel Nährzellen und vereinzelt junge Oocyten, im Innern Spermatogonien erster Ordnung. Man kann also weder von Proterandrie noch von Proterogynie reden. Nach kaum drei Wochen sitzen in der Wand der vermehrten Acini schon große Oocyten bis zu den jüngsten hinunter, der Hohlraum zeigt namentlich Spermatogonien zweiter Ordnung. Nach etwa anderthalb Monaten finden wir außer Spermatogonien erster und zweiter Ordnung Spermatocyten, zum Teil schon in Reifeteilung. Dann kommen reife Spermien hinzu. Bis zur Copula trifft man jederzeit alle Entwicklungsstadien der männlichen und weiblichen Elemente.

Aber nur die Spermien, die nach dem dritten Monat etwa auftreten, bleiben sämtlich erhalten. Nachdem sie die Hohlräume der Zwitterdrüse erfüllt haben, werden sie in den Zwittergang hineingedrängt, in dem sie sich das ganze Jahr über ansammeln, bis sie während der Begattung in den Epiphallus gelangen und durch das Secret des Flagellums zur Spermatophore zusammengefaßt werden.

Anders die Eier. Während neue Oocyten heranwachsen, verfallen die größeren, solange die Schnecke noch nicht begattungsreif ist, der Degeneration, so für die jüngern Platz schaffend. Von früheren Autoren sind oft die Zerfallsprodukte des Chromatins als besondere normale Bestandteile gedeutet worden, Mitochondrien, Pseudochromosomen, Ergatoplasma. Die gelben Körnchen, die zuletzt übrig bleiben und ins Lumen fallen — vermutlich ein Fett — werden mit zur Ernährung der männlichen Zellen verbraucht. Auf die Einzelheiten ist namentlich Soós eingegangen. Danach unterliegen die Eier den verschiedensten Angriffen, nämlich von seiten der Leucocyten im Blute, der Spermatogonien und Spermatocyten, wie denn nach Platner den Geschlechtszellen von Anfang an eine gewisse eigene Beweglichkeit zukommt, sowohl den Spermatiden wie den schon fast reifen Spermien. Die Amoebocyten dringen in die Oocyte ein und werden zu wachsenden Phagocyten, ähnlich die Spermatogonien; die Spermatiden und Zoospermien bleiben dagegen außerhalb und wenden nur ihren Kopf der Oocyte zu, die sie mit Hilfe eines Enzyms auf osmotischem Wege angreifen. Der Zerfall

Fig. 206.



Helix arbustorum. Degenerierte Eizelle. Nach Soós.

der Oocyte beginnt mit Quellung des Nucleus und Nucleolus, die dann zerfallen; das Cytoplasma nimmt schließlich eine grobe, netzförmige Faserstruktur an (Textfig. 206).

Die Degeneration der Oocyten wird wohl am stärksten bei viviparen Formen, welche die wenigsten Jungen zeitigen, so nach Popoff bei *Paludina*, vermutlich ebenso bei viviparen Clausilien usw. In dieser Hinsicht wären Angaben von Nutzen, ob bei den Basommatophoren mit weit höherer Nachkommenschaft — nach Holzfuß eine *Limnaea stagnalis* mit etwa 10000 Jungen in 168 Gelegen — die Degeneration der Oocyten wegfällt oder doch in den Hintergrund tritt.

Diese fortlaufende Degeneration soll also mit der Regelung der Eizahlen zusammenhängen, eine zweite, tiefergreifende soll die Selbstbefruchtung verhindern:

Wenn eine voll ausgebildete Gonade alle Entwicklungszustände der beiderlei Geschlechtszellen enthält, so beginnt in ihr nach Buresch bei *Helix* mit dem Vorspiel und der Copula eine allgemeine Degeneration, die sich auf alle Zellen erstreckt mit Ausnahme allein der reifen Eier. Sowohl das Plasma des Syncytiums zerfällt, als auch die darin liegenden Kerne des Keimepithels, als auch die indifferenten Geschlechts- und die Nährzellen und die unreifen Oocyten, ebenso alle Stufen der losgelösten männlichen Elemente einschließlich der Spermien, soweit sie nicht die Zwitterdrüse verlassen haben. Mit dem Vorspiel setzt ja die Bildung der Spermatophore ein, wobei die Samenfäden in Menge durch das Vas deferens in den Epiphallus hinabgleiten. So soll es kommen, daß die Zwitterdrüse von Spermien ganz frei ist, wenn die Oocyten zum Zwecke der Eiablage ihre Follikel verlassen, wodurch der Ausschluß der Selbstbefruchtung durch das eigene Sperma in der Zwitterdrüse erklärt wäre. Inzwischen ist eine Begattung erfolgt oder mehrere. Die Spermatophorenhüllen werden in der Bursa aufgelöst, die befreiten Spermien fremder Herkunft wandern durch den Oviduct und den Eileiteranteil des Spermoviducts hinauf und befruchten das Ei. im allgemeinen wohl im Receptaculum (Vesicula seminalis autt.) oder beim Vorbeigleiten an ihm, bei *Arion*, der dieses Anhangs am Zwittergang ermangelt, in der Zwitterdrüse selbst, wie denn hier das Ei bereits im Follikel die Reifeteilungen durchmachen soll (s. u.).

So klar die Sache hier zu liegen scheint, so sind doch einige zweifelnde Erwägungen am Platze. Die Frage, ob stets nur eine Spermatophore in der Begattung ausgestoßen wird, erfährt möglicherweise eine abweichende Antwort bei Formen, die eine Anzahl von Spermatophoren im gleichen Zustand im Receptaculum zeigen, wie *Siphonaria* unter den Bas- und *Mariaella* unter den Stylommatophoren (s. o.). Die Umstände der Verbreitung sind hier leider der Entscheidung ungünstig.

Schwieriger erscheint der Ausschluß der Selbstbefruchtung durch Degeneration der Zwitterdrüse (mit Ausnahme der reifen Eier) bei Formen, deren Fortpflanzungsfähigkeit sich über mehrere Jahre erstreckt. So hat

Künkel nachgewiesen, daß *Campylaea* normalerweise mehr als zwei Jahre hintereinander zur Eiablage schreitet. Freilich hat er die Copula selbst nicht beobachtet, und man könnte vermuten, so unwahrscheinlich es klingen mag, daß sie nur in den ersten Jahren eintritt, und daß ein Teil des fremden Spermas für die künftigen Jahre aufgespart wird, wie es ähnlich bei Tacheen vorzukommen scheint, wenn man sie nach der Begattung isoliert hält. Aber die Annahme ist doch wohl äußerst mißlich, daß auch fertig gebildete Eier durch mehrere Jahre bewahrt werden, um erst später nach außen zu gelangen. Man wird sich dem Eindruck kaum entziehen können, daß bei den Campylaeen das volle Liebesleben in mehreren Jahren hintereinander neu einsetzt. Das hat aber die Kontinuität des Keimplasmas in der Gonade zur Voraussetzung, womit die ganze Deduktion Bureschs hinfällig würde.

Wieder andere Schwierigkeiten entstehen bei den Basommatophoren. Neuerdings hat Holzfuß *Limnaea* isoliert erzogen und zu überreicher Fortpflanzung gebracht bis in die vierte Generation hinab, ähnlich *Planorbis* und *Physa*. Bei *Limnaea* wurde auch die Selbstbegattung nachgewiesen. Zum mindesten bliebe der gleiche Nachweis noch für die beiden anderen Gattungen zu erbringen.

Namentlich aber wird die Annahme, die Selbstbefruchtung werde bereits in der Zwitterdrüse oder im Zwittergang durch die Räumung der Drüse bei der vollen Reife bewirkt, durch die Entdeckungen Künkels an unseren Nacktschnecken erschüttert, zum mindesten wird ein völlig neues Prinzip gegenübergestellt, dessen Ausdehnung noch zu untersuchen bleibt.

Nach Künkel vermögen sich alle deutschen Arion- und Limaxarten durch Selbstbefruchtung zu vermehren, in beliebige Filialgenerationen hinein. Die Selbstbefruchtung erfolgt aber nicht durch Selbstbegattung wie bei *Limnaea*, andererseits hat sie auch nichts zu tun mit der Befruchtung der Eier durch das gleichzeitig hinabgleitende Sperma, auf deren Verhinderung Bureschs Deduktionen hinauslaufen.

Am genauesten hat Künkel die Verhältnisse von *Arion empiricorum* bekannt gegeben. Bei diesem sollen zunächst die normalen Spermatozoen zu keiner Zeit beweglich sein, weder vor, noch nach der Copula, weder im Zwittergang, noch in der Bursa. Auch Mittel, welche die Bewegung der Limaxspermien steigern, wie Methylorange, erregen sie nicht. Sie werden rein passiv durch den Samenleiter während des Vorspiels in den Epiphallus überführt und hier binnen 20 Minuten zur Spermatophore vereinigt. Wie bereits erwähnt (S. 526), dient die Crista oder Hakenleiste der Hülle zum Öffnen und Entlassen des Spermas in die Bursa, die Auflösung durch deren Wandsecret erfolgt erst später und sekundär. Aber dieses Secret erstreckt nicht nur auf diese Hülle ihre Wirkung, sondern ebenso auf die Spermien, deren Schwänze einschließlich des Achsenfadens gelöst werden und vollkommen verschwinden. Die schwanzlosen Spermien-

köpfe wandern dann in den weiblichen Wegen hinauf und befruchten hoch oben die Eier, wozu die nicht umgewandelten, geschwänzten Spermien außerstande sind. Eine Trennung beider Elemente durch degenerative Ausräumung der Zwitterdrüse (s. o.) findet keineswegs statt, vielmehr passieren die Eier den Zwittergang, während er mit geschwänzten Spermien vollgepfropft ist. Übrigens sah Künkel auch das erste und zweite Richtungskörperchen erst nach der Eiablage austreten, so daß danach die Reduktionsteilung keineswegs bereits in der Zwitterdrüse statthätte (s. o.). Die Verhinderung der Selbstbefruchtung beruht sonach auf dem Umstande, daß die Spermien erst in der Bursa eine Reifung durchmachen, die sie zur Befruchtung der Eier befähigt, gleichgültig, ob in die Bursa durch Copula fremdes oder durch innere Leitung eigenes Sperma gebracht wurde. Die Vermutung liegt nahe genug, daß solche innere Selbstbefruchtung bereits als altes Erbteil zu gelten habe, der Canalis junctor der Vaginuliden deutet in derselben Richtung.

Protandrie bei *Succinea*.

Arianta arbustorum würde höchstens im letzten Stadium rein weiblich sein, bei anderen Stylommatophoren scheint zeitliche Trennung der weiblichen und männlichen Entwicklung durchaus unsicher, sobald man mit Buresch auf die genaue Umwandlung des Keimepithels eingeht. Um so auffallender sind die Angaben Riepers für die Copula der Bernsteinschnecke. Hier fehlt ein eigentliches Vorspiel. Aber die Begattung, die nicht weniger als 7 bis 8 Stunden währt, ist insofern sehr intensiv, als sie das Gefühlsleben vollkommen einseitig beherrscht, die Tiere verfallen in eine Art Gefühlsstarre, wo sie gegen jeden anderen Reiz unempfindlich sind. Dabei verhalten sich die beiden Partner verschieden, die eine Schnecke mehr aktiv, die andere passiv. Die aktive besteigt die passive und sucht sie unter Umständen durch mehrfaches Umkreisen zu erregen. Dann werden die Penes ausgestülpt und unter schwach spiraliger entgegengesetzter Drehung der Vorderkörper in die Vulven eingeführt. Schließlich wird der Penis der passiven Schnecke zuerst wieder herausgezogen, und es zeigt sich, was das wichtigste, daß unter Umständen nur die passive Schnecke befruchtet ist. Vermutlich ist sogar die Begattung immer nur einseitig, denn das Sperma, das sich bei anderen passiven Partnern in der Bursa findet, kann ebensogut von einer früheren Copula herrühren, da die Begattung öfters wiederholt wird. Ausnahmslos ist der aktive Partner kleiner als der passive. Das heißt aber nichts anderes, als daß hier die ausgesprochenste Protandrie vorherrscht. Die jüngeren Tiere funktionieren lediglich als Männchen, dann vielleicht als Zwitter, die zugleich befruchten und befruchtet werden, zuletzt als Weibchen, die ihren Penis nur ausstülpen zur gegenseitigen Befestigung, nicht aber zur Samenentleerung.

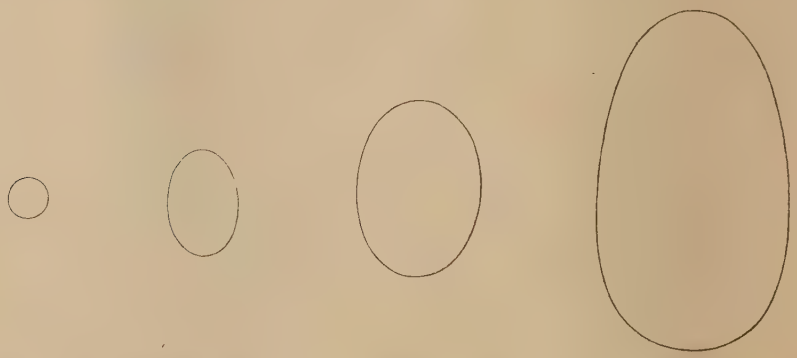
Hier liegt ein klarer Übergang zwischen Stylommatophoren und Basommatophoren vor. Bei *Limnaea* verhält sich ja der weibliche Partner

rein passiv, kriecht und frißt ruhig weiter, der männliche allein ist aktiv; und nur wenn Copulationsketten vorkommen, benehmen sich die Zwischenglieder als Hermaphroditen.

Anzahl und Größe der Eier.

Die größten Eier legt die Gruppe der Macroogona unter den Heliciden, die Achatinen und dergl. Ein neotropischer *Bulimus* hat längliche Eier mit einer großen Achse bis zu 4,4 cm (Cook). *Helix Waltoni* hat beim Ausschlüpfen die Größe einer erwachsenen *H. hortensis*. Es versteht sich von selbst, daß die Zahl solcher Eier nur gering ist. Das drastische Beispiel, welches Sarasin vor Augen führt, zeigt die Textfigur.

Fig. 207.



Eier von Stylommatophoren in ihrem gegenseitigen Größenverhältnis. Von links nach rechts *Helix pomatia*, *Bulimus oblongus*, *Achatina sinistrorsa*, *Bulimus Garcia-Moreni*. Nach P. und F. Sarasin.

Wenn die Größe im allgemeinen mit der Zahl der produzierten Eier abnimmt, so sind wir doch weit von einem genauen Einblick in diese Relation entfernt; denn es genügt nicht, einfach den Numerus eines Geleges der Vergleichung zugrunde zu legen, da er bei den verschiedenen Eiablagen desselben Indiviuums schwankt, die Größe der Eier aber konstant bleibt. Zum mindesten müßten wir die gesamte Eiproduktion einer Art kennen. Einige Fälle wenigstens hat Künkel durchgeführt, einen anderen Wotton. Danach copulierten zwei *Arion empiricorum*, A und B, am 10. September. A legte am 10. X. 80, am 16. X. 110, am 25. X. 77, am 8. XI. 82 und am 17. XI. 47 Eier, im ganzen 396, — B legte am 13. X. 246 Eier in 40 Stunden, am 26. X. 9, am 10. XI. 121, und am 30. XI. 101 Eier, im ganzen 477, welche zusammen $^3/_4$ des Körpergewichtes ausmachten, so daß die erste Ablage von 246 Stück $^3/_8$ des Körpergewichtes betrug. Künkels Angaben haben den Vorzug, daß sie von verschiedensten Typen den ganzen Lebenslauf klarlegen. Danach legen alle untersuchten Pulmonaten mehrmals Eier. Dabei ist es bezeichnend, daß Limnaeen und die einheimischen Nacktschnecken nach der

ersten Ablage noch beträchtlich weiter wachsen, sich verfärben noch im Gegensatz zu den Heliciden, die erst nach Fertigstellung des Gehäuses mit dem Fortpflanzungsgeschäft beginnen. Ein *Arion empiricorum*, ausgeschlüpft am 7. September 1903, copulierte am 26. Juni 1904, wurde dann isoliert und ergab folgende Produktion: 11. VIII. 155 — 15. VIII. 56 — 29. VIII. 109 — 7. IX. 95 — 20. IX. 53 — 29. IX. 29 — 5. X. 18, im ganzen 515 Eier. Die Zahlen lauten für einen *A. subfuscus*: 29. VI. 52 — 23. VII. 46 — 3. VIII. 43 — 11. VIII. 31 — 17. VIII. 12 — 25. VIII. 36 — 2. IX. 35 — 10. IX. 27 — 18. IX. 9, im ganzen 291 Eier. Ein anderes Tier derselben Art legte 12mal Eier ab, wog nach der ersten Ablage 1,38 g, nach der sechsten 2,08 g und nach der zwölften 3,16 g. Die im Laufe von 3 Monaten produzierten Eier wogen 3,85 g.

Für *Limax cinereoniger* folgendes Beispiel. Ausgeschlüpft war die Schnecke am 22. X. 1904.

Gelege	Datum	Eizahl	Zwischen 2 Eiablagen verflossen
1	28. VIII. 06	213	—
2	16. IX. 06	40	19 Tage
3	11. X. 06	67	25 „
4	27. VII. 07	250	9 Monate, 16 Tage
5	9. VIII. 07	49	13 Tage
6	3. IX. 07	139	25 „
7	1. X. 07	62	28 „

Summa 820 Eier

Die Schnecke stirbt am 7. X. 1907.

Die große Verschiedenheit in dem Datum, an welchem in den beiden Jahren die Fortpflanzung einsetzt, sowie in der Anzahl der Eier, die in jedem Jahre das erstemal bedeutend größer ist als bei den folgenden Gelegen, hat zu manchen scheinbaren Widersprüchen in der Literatur geführt.

Amalia marginata wird 8—10 Monate nach dem Verlassen der Eihülle fortpflanzungsfähig und erreicht ein Alter von $2^1/_2$—3 Jahren. Zur Eiablage, die in jedem Lebensjahre mehrmals stattfindet und in die Monate November bis Mai und Juni fällt, verkriechen sich die Tiere in die Erde. Die Eizahl in den einzelnen Gelegen schwankt zwischen 8 und 27.

Limax tenellus wird mit 8—9 Monaten fortpflanzungsfähig, setzt 4—6mal je 12—31 Eier ab und stirbt nach vollendetem ersten Lebensjahre, als einzige Ausnahme unter unseren *Limax*, die mehrjährig sind (s. o.). *Agriolimax agrestis* wird schon mit 5—6 Monaten fortpflanzungsfähig, legt mehrmals je 12—50 Eier ab und stirbt in der Regel in einem Alter von 9—10 Monaten, er wird höchstens 1 Jahr alt.

Von *Limnaea stagnalis* hat Künkel zwei Geschwister, die am 6. September 1905 ausgekrochen waren, bis zum Tode genau beobachtet. Sie begatteten sich wiederholt gegenseitig, so zwar, daß bald das eine, bald das andere Tier als Männchen diente. Die Eiablage begann, als die Schnecken A und B etwa halbwüchsig waren. Die Tabelle zeigt die Verteilung der Gelege auf die Monate. Daß auch der November und Dezember keine Unterbrechung zeigen, hat als Folge der Zimmerwärme zu gelten. Die Gelege enthielten im Durchschnitt je 100 Eier, so daß auf die einzelne Schnecke eine Gesamtproduktion von etwa 3000 Eiern fällt. Die letzten Gelege enthielten immer einige Eier mit 3—12 Dottern, aus denen aber keine Jungen schlüpften, vermutlich wegen der ungenügenden Menge von Nahrungseiweiß. Die Schnecken erreichten ein Alter von 2 Jahren.

Anzahl der Gelege nach Monaten.

		Limnaea stagnalis		
		A	B	
im Juni	06	1	—	
„ Juli	„	—	—	
„ August	„	1	1	(Gehäuse 25 mm hoch)
„ September	„	5	5	
„ Oktober	„	3	2	(„ 39 „ „)
„ November	„	3	3	
„ Dezember	„	1	3	
„ Januar	07	1	1	
„ Februar	„	1	1	
„ März	„	—	—	
„ April	„	—	—	
„ Mai	„	2	2	
„ Juni	„	4	4	
„ Juli	„	4	3	(„ 43 „ „ erwachsen)
„ August	„	2	2	
„ September	„	2	1	
		30	28	Gelege

Wesentlich verschieden verhält sich *Campylaea cingulata*. Hier erzielte Künkel die ersten Eier von Tieren, die im Alter von 11 Monaten das Peristom fertig ausgebildet haben, und zwar wurde vom Mai bis August alle 14—18 Tage ein Satz von 20—100 Eiern in die Erde oder unter Moos abgelegt. Dieselbe Schnecke begann im nächsten Jahre bereits Ende März und fuhr fort bis zum Juli; die Anzahl der Gelege und Eier war die gleiche wie im Vorjahr. Im nächsten Jahre wurden nur von Mitte Mai bis Juli im ganzen 3 oder 4 Gelege geliefert, mit je 20—40 Eiern; im folgenden begann das Legegeschäft erst im Juli, und

zwar wurden nur 2 oder 3 Gelege mit je 20—40 Eiern produziert. Dann wurden die Tiere hinfällig, nahmen wenig Nahrung zu sich und gingen im Oktober oder November nach erschöpfter Zeugungskraft ein. Die Campylaeen werden demnach 4—5 Jahre alt, unter den günstigsten Bedingungen. Sommerliche und winterliche Unterbrechungen im Freien würden wahrscheinlich Erschöpfung und Tod länger hinausschieben.

Dotter und Eiweiß.

Wie bei den Gastropoden überhaupt, füllt der runde Dotter nur einen geringen Teil innerhalb der Eischale aus. Bei *Limax campestris* beträgt sein Durchmesser nach Mark nur den zwanzigsten Teil von dem des Eies. Bei *Siphonaria lepida* ist der blaßgelbe Dotter nach Fujita etwas exzentrisch gelagert, und zwar nach dem Ende zu, das bei der Eiablage zuerst die Genitalöffnung verläßt. Warneck meldet vom Eiweiß eine chalazenartige Drehung. Nach Fujita enthält es feine Dotterkörnchen, welche sich bald unter Vacuolisierung auflösen, aber noch eine ungleichmäßige Anordnung, eine lichtere Stelle über dem animalen Pole des Dotters erkennen lassen. Weiteres am befruchteten Ei s. u.

Dottermembran.

Ob der Dotter von einer besonderen Dottermembran umhüllt wird, erscheint fraglich. Wierzejski erschließt sie daraus, daß ein solches Häutchen mitsamt den Richtungskörperchen bei der Gastrulation vom Embryo abgleitet, kann aber über ihre ursprüngliche Existenz nichts aussagen.

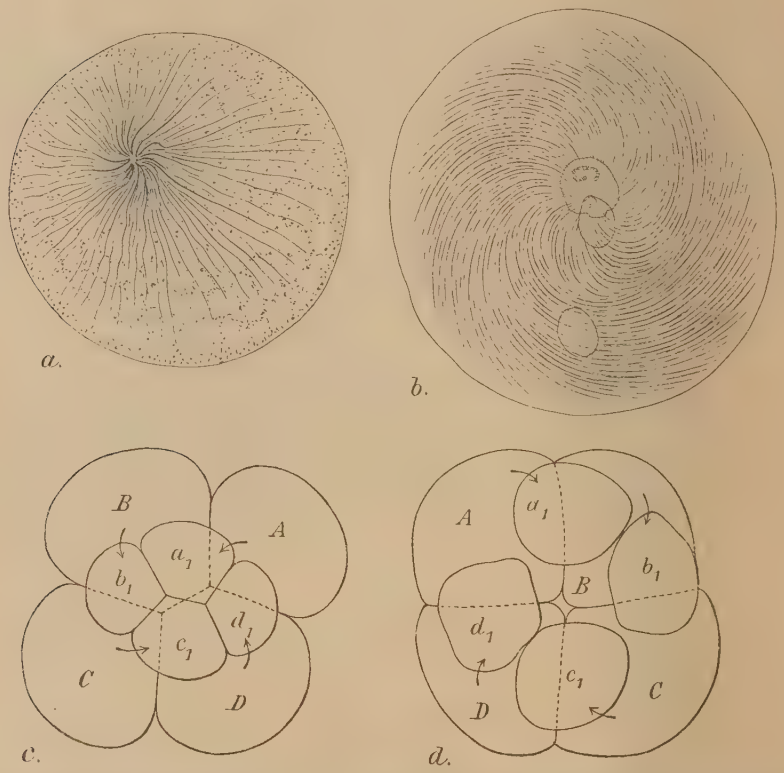
Unterschied von rechts- und linksgewundenen Schnecken.

Wir müssen hier, da die Feststellungen bei der Furchung gemacht sind, vorausgreifen.

Bei den Pulmonaten wurde bald die Differenz zwischen den dexio- und laeotropen in der Furchung festgestellt. Da sie sich nach dem Spiraltypus vollzieht, ergibt sich leicht, daß die Abschnürung des ersten Quartetts der Micromeren von den Macromeren bei beiden Formen in entgegengesetzter Richtung sich vollzieht. Dabei kommen als linksgewundene *Physa*, *Ancylus*, *Planorbis*, als rechtsgewundene *Limax*, *Helix* usw. in Betracht. Es fragt sich aber, ob die Differenz bereits weiter zurückreicht und in der Struktur des noch ungefurchten Eies zu erkennen ist. Da scheint die Strahlung bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens entscheidend. In der Tat soll sie entgegengesetzt sein; besonders deutlich tritt sie auf bei *Limax*, wo Mark die spiralige Anlage zuerst nachwies. Weniger scharf ausgeprägt ist sie in dem entgegengesetzten Sinne bei *Physa*, aber doch nach Kostanecki und Siedlecki vorhanden, während Wierzejski sie auf dieser Stufe ganz leugnet, da er nur eine rein

radiäre Strahlung beobachtete. Hesse hat die Figuren im Schema vereinigt (Textfig. 208). Ganz anders würde das Urteil ausfallen, wenn man die Asymmetrie nach links oder rechts lediglich nach der ersten asymmetrisch auftretenden Blastomere beurteilt. Denn sie erscheint erst auf dem Stadium von ungefähr 145 Furchungskugeln (s. u.). Wie stark die dexiotrope Anlage überwiegt, dürfte auch daraus hervorgehen,

Fig. 208.

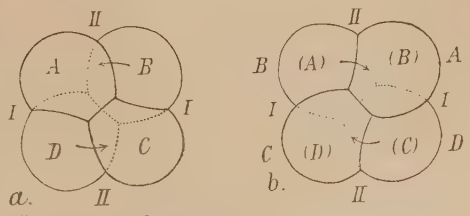


Strahlungen bei der Reifeteilung und Achtzellenstadium von *Physa* (*ac*) und *Limax* (*bd*). Nach Kostanecki und Siedlecki, Crampton, Mark und Meisenheimer. z. T. aus R. Hesse.

daß abnorm linksgewundene Exemplare der Weinbergschnecke immer nur rechtsgewundene Junge ergaben (Künkel u. a.). Das Experiment hat also bis jetzt nur das Überwiegen der Dexiotropie bewiesen. Vermutlich würde es zu einem anderen Ergebnis führen, wenn man sich an andere Formen wendete, namentlich wohl an manche Clausilien, die, normal linksgewunden, in Siebenbürgen wie in Italien, in lokal abgetrennten rechtsgewundenen Rassen vorkommen. Möglicherweise würden die Ergebnisse der Züchtung schon bei der Weinbergschnecke anders

ausfallen, wenn man sich nicht begnügte, von linksgewundenen Exemplaren die erste rechtsgewundene Generation zu züchten, sondern wenn man mit diesen Abkömmlingen weiter experimentierte.

Fig. 209.



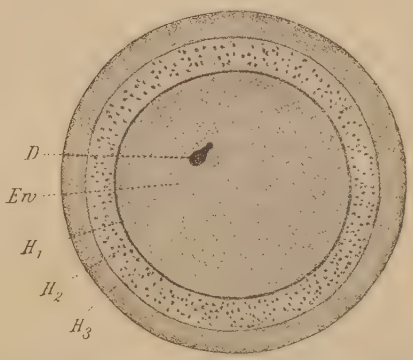
a Schema der laeotropen, *b* das der dexiotropen Furchung. Nach Wierzejski.

Wenn die verschiedene Windungsrichtung bei der ersten Reduktionsteilung, d. h. bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens, namentlich bei den laeotropen Formen noch wenig scharf ausgesprochen sein soll, so stimmen doch die Autoren darin überein, daß im weiteren Verlauf kein Zweifel mehr bestehen kann. Die Teilungsspindeln irgendwelcher Meroblasten stehen bei laeotropen Formen stets senkrecht zu den entsprechenden bei dexiotropen.

Form und Hülle des Eies.

Die Eier sind rund oder elliptisch, nicht selten wechselnd in demselben Gelege, so daß die auf den Formunterschied begründeten Artdiagnosen hinfällig werden. Bei den Basommatophoren drängen sie sich nicht selten, so daß die angrenzenden Flächen der Nachbarn eben werden und die mittleren Eier selbst polyedrische Gestalt annehmen. Bei den elliptischen Eiern endet bisweilen die Längsachse in einem knopfartigen Vorsprung wie bei einer Citrone, bei *Amalia* z. B., was mit der Struktur der Schale zusammenhängt (s. u.).

Fig. 210.



Ei von *Campylaea cingulata*. *D* Dotter. *Ew* Eiweiß. H_1, H_2, H_3 die drei Eihüllen. Nach Künkel.

Die Eischale ist im einfachsten Falle eine strukturlose, elastische Membran, in anderen lassen sich mehrere Schichten unterscheiden. Künkel beschreibt bei *Campylaea cingulata* deren drei. Die innere dünne, aber zähe Hülle umgibt das Eiweiß, in dem der Dotter schwebt, die mittlere relativ dicke Schicht ist hyalin und gallertig, sie enthält regelrechte Kalkspatrhomboeder, auf denen die weißliche Färbung der Eier beruht; die äußere endlich besteht aus einer mehrschichtigen, durchsichtigen, zähen Gallertmasse, die ebenso wie die mittlere eine gewisse Wassermasse aufsaugen und quellen kann, zum Schutze des Embryos gegen Trocknis. Von der Weinberg-

schnecke gibt A. Kelly einen Schalenschliff, die die Einlagerung des Kalks zeigt (Textfig. 211).

Der Kalk fällt weg bei den Basommatophoren und anscheinend überhaupt bei allen denen, die ihre Eier zu einem Laich vereinen (s. u.). Sonst richtet sich seine Menge wohl nach der Feuchtigkeit des Raumes, in dem die Eier untergebracht werden. Bei *Arion* wird nach Künkel der Kalk, je nach den Arten, entweder in kleinen Körnern abgeschieden, die sehr dicht beieinander liegen oder in größeren Rhomboedern, mit größeren Zwischenräumen. Die ersteren, zu denen die von *A. empiricorum* gehören, erscheinen reinweiß.

Fig. 211.

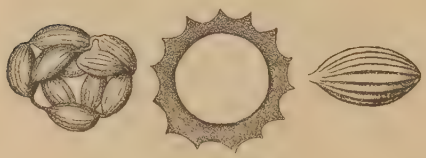
Entkalkter Radialschliff durch die äußere Eischale der Weinbergschnecke. Nach Agnes Kelly aus Meisenheimer.

Für *Limax campestris* s. *laevis* gibt Mark im wesentlichen zwei Schalenschichten an, von denen die dicke äußere wieder sich in viele einzelne Lagen zerlegen läßt. Von ihnen sind die äußeren fester, die innerste ist ganz weich. Die Schichtung ist am deutlichsten im Äquator des Eies, sie nimmt ab gegen die spitzen Pole, an denen sie schließlich ganz wegfällt, woraus sich die erwähnte knopfartige Verdickung dieser Pole erklärt. Die innere Schicht ist dagegen dünn und vollkommen homogen, sie entspricht etwa der inneren Eihaut des Vogeleies. Die Lagen der äußeren Schicht sind quellbar, die innere Schicht nicht. Wenn daher die Eier bei Trocknis schrumpfen und bei Feuchtigkeit wieder zur normalen Gestalt aufquellen, so beruht die Volumänderung auf der äußeren Schicht, die innere Eihaut dagegen legt sich bei Schrumpfung in Falten zusammen.

Laichbildung.

Alle Eier mit weißer Kalkschale dürften einzeln abgelegt werden. Bei manchen Nacktschnecken werden sie durch einen gallertigen Überzug, der zwischen ihnen zu einem dünnen, kurzen Faden zusammensinkt, zu einer rosenkranzförmigen Laichschnur verbunden; so gelegentlich bei *Limax flavus*. Bei Vaginuliden und Oncidiiden wird sie zur Regel. Bei *Oncidiella celtica* sind die Eier zunächst mit ihren spitzen Polen durch einen derberen Funiculus verbunden, und die ganze Schnur erhält dann noch einen gleichmäßigen Gallertüberzug (1191). Es ist wohl anzunehmen, daß der Funiculus mit der Eischale gleicher Herkunft ist, der Überzug aber weiter distal geliefert wird. Beziehungen zu lokalisierten Drüsen sind allerdings nicht nachgewiesen. Bei den Vaginuliden tritt der

Fig. 212.



Laich von *Vaginula punctata*. Links Laich, rechts einzelnes Ei, in der Mitte Hülle im Querschnitt. Nach Simroth.

Überzug auf den Eiern selbst meist weniger hervor, ist aber als Verbindungsstrang deutlich. Anders bei einer columbischen Art (Textfig. 212). Hier hat jedes Ei seinen Überzug, mit eingelagerten seidenglänzenden Streifen, die meridianartig von Pol zu Pol ziehen. Im Wasser quellen sie auf zu starken gekielten Längsrippen, und der Glanz verschwindet zugunsten einer gleichmäßigen hyalinen Gallerte. Hier scheint ein besonderer Trockenschutz gegeben. Von der afrikanischen *V. Vosseleri* beschreibt Vosseler einen Überzug und eine Durchsetzung des ganzen Haufens mit dunklen Würsten, die wie Faeces aussehen, aber beträchtlich dünner sind. Die Sache findet ihre Erklärung darin, daß die Schnecken vor der Eiablage, wenn der Uterus von Eiern strotzt, keine Nahrung aufnehmen. Die Ablage geschieht dann so, daß die Schnecke sich im Kreise bewegt und die Laichschnur entsprechend zu einem Haufen aufwindet. Durch den erhöhten Tonus der Hautmuskulatur werden dabei vermutlich nicht nur die Eier entleert, sondern auch die dünnen Faeces, entsprechend der geringen Darmfüllung. Ob eine bestimmte Schutzanpassung damit verbunden ist, bleibt fraglich, denn ich fand die gleiche Bildung, aber nur gelegentlich an einem Teil der Schnur bei einer neucaledonischen Art aus der Gruppe der *Vaginula Hedleyi*.

An diese Laichform schließt sich am engsten das Gelege von *Siphonaria* an, nach Fujita.*) Die Schnur bildet eine offene Ellipse. Die Eier sind oval und haben eine doppelte Hülle, eng aneinandergelegt. Die äußere lieferte auch hier die Fäden, durch welche die spitzen Pole der Eier miteinander verbunden sind. Nach außen folgt eine Schleimschicht von gleichmäßiger Dicke, also rosenkranzförmig (XXXVIII 1.2).

Die Basommatophoren scheinen einen Schritt weiter gegangen zu sein in der Anpassung aus Wasser, insofern als der verbindende Strang zwischen den Eikapseln wegfällt. Sie liegen einfach in einer gleichmäßigen Gallerte, die entweder länglich ist und dann wenigstens noch etwas gekrümmt sein kann oder bei flacher Scheibenform jede Erinnerung an die spiralige Aufwindung eingebüßt hat. Längliche Laichwülste legen die Limnaeen, mehr scheibenförmig *Planorbis*, *Physa* und *Ancylus*, letzterer mit einer geringen Zahl relativ großer Eier, etwa einem halben Dutzend. *Physa fontinalis* legt nach Wierzejski vom Frühjahr bis zum September, am reichlichsten im Mai und Juni, nachher abnehmend. Die Normalzahl der Eier beträgt 10, doch steigt sie gelegentlich aufs Doppelte. Unregelmäßigkeiten werden durch Hunger, durch Sauerstoffmangel und andere ungünstige Umstände bedingt. Bisweilen enthält der oblonge Schleimklumpen gar keine Eier, sondern nur weißliche Spermaballen. In der Regel enthält jede Kapsel einen Dotter, in abnormen Fällen aber eine große Zahl, wohl 20 und mehr, womit dann Abnormitäten an den Embryonen verbunden zu sein pflegen.

*) T. Fujita, On the formation of germinallayers in *Gastropoda*. Journ. of the college of sc., of Tokyo. XX. 1905.

Bei *Gadinia* ist nach Schumann (l. c.) die weibliche Öffnung durch eine quer verlaufende Furche mit der Öffnung der Fußdrüse verbunden, daher vermutlich deren Sekret sich an der Laichbildung beteiligt, wie bei vielen Vorderkiemern.

Succinea bezeugt ihren amphibiotischen Charakter auch in der Eiablage (Fol). Laich, der auf oder in feuchtem Boden abgesetzt wird, gleicht dem von *Limax*, die Eier sind also zu einem Rosenkranz vereinigt; bei Ablage im Wasser dagegen entsteht durch Quellung der äußersten Hülle ein echter wurstförmiger Basommatophorenlaich.

Es leuchtet ein, daß die Drüsen des weiblichen Geschlechtsganges in deren verschiedenen Abschnitten funktionell ein wenig differieren müssen, um die Verschiedenheiten der Eischale und der Laichgallerte zu bilden. Aber die Unterschiede scheinen zu unbedeutend, als daß man die einzelnen Abschnitte auseinanderhalten könnte. Am weitesten gehen ja die Differenzen bei den Basommatophoren, dem Aufquellen im Wasser entsprechend; und doch sollte man bei den Landformen wohl die schärfste Abtrennung einer Kalkdrüse erwarten.

Eiablage und Brutpflege.

Es scheint bei den Landschnecken alles darauf anzukommen, daß die Eier in einem Raum mit gleichmäßigem Feuchtigkeitsgehalt der Luft untergebracht werden. Vermutlich beruht auch die bei ihnen sporadisch in den verschiedensten Familien vorkommende Ovoviviparität auf dem gleichen Prinzip, ist also aus der zur Zeit der Eiablage herrschenden relativen Trocknis zu erklären. Sie fehlt den Basommatophoren daher durchweg.

Die Unterschiede der Gelege beruhen, wie erwähnt, auf der Anzahl der Eier, auf dem Kalkgehalt der Schale und auf der Verbindung der Eier zum Laich. Wenn die Anzahl der Eier im allgemeinen umgekehrt proportional ist ihrer Größe, so bestehen doch spezifische Abweichungen, je nach der Familie oder Gattung, ganz abgesehen von der Abnahme der Zahl in den späteren Gelegen (s. o.). Es scheint, daß größere und große Eier durchweg die stärksten Kalkschalen haben.

Im Wasser fällt diese Rücksichtnahme natürlich fort. Auf dem Lande werden zunächst Orte aufgesucht, die ohne weiteres den Anforderungen genügen, d. h. am gleichmäßigsten durchfeuchtet bleiben, zwischen moderndem Laub, am Boden, in Moos u. dergl. Sie erfordern weiter keine Vorbereitungen. Anders bei den Heliciden, die aktiv durch bohrende Bewegungen des Fußes eine Höhlung in der Erde herstellen mit geglätteten Wänden. Meisenheimer hat zuletzt diese Leistung von der Weinbergschnecke beschrieben. Indem sich das Tier in den Boden zu bohren sucht und dabei die Erde verdrängt, entsteht eben ein kurzer, weiter Trichter, in welchem die Schale stecken bleibt, dann folgt ein enger Gang und zuletzt die erweiterte, runde Höhlung, durch den Druck

der allseitig arbeitenden Sohle erzeugt. Nachdem die Nisthöhle geschaffen, läßt die Schnecke, indem sie den erschlafften Vorderkörper in die Öffnung nach unten hängen läßt, die Eier einzeln fallen. Schließlich wird die Öffnung mit Erde leicht verschlossen, so daß der Ort sich nicht mehr verrät. *Campylaea cingulata* verfährt nach Künkel*) entweder ebenso, oder sie birgt die Eier einfach unter Moos.

Fig. 213.

Eiablage von *Helix pomatia*. Nach Meisenheimer.

Die Endodontide *Libera* von den Gesellschaftsinseln benutzt als Bruthöhle den Nabel des Gehäuses. Bei der halbwüchsigen Schale ist er nach Garrett ein weit offener Becher, mit der Bildung der beiden letzten Umgänge wird er verengert. Dann wird die Höhlung durch 4 bis 6 Eier ausgefüllt. Bei einigen Arten wird er nachher durch eine ganz dünne Schalenplatte von der Spindelseite her nahezu geschlossen. Um das Auskriechen der Jungen zu ermöglichen, wird die Platte entweder abgebrochen oder resorbiert.

Bei den auf Bäumen lebenden Cochlostylen beobachtete Semper die Eiablage in Blätter, die tütenförmig zusammengedreht und mit Schleim verklebt werden. Sarasins sahen *Cochlostyla leucophthalma* ein wenig anders verfahren. Sie hatte die Ränder eines Blattes von der Spitze her zusammengebogen und mit Schleim zusammengeheftet, mit dem gleichzeitig der ganze Innenraum ausgekleidet war. Er schien vom Fuß und Mantel, nicht aber aus der Fußdrüse zu stammen. Aus der Blattfläche war ein Stückchen ausgefressen und durch ein Schleimfenster verschlossen, vermutlich für die Atmung der Embryonen. Nachdem die Eier in die Höhlung abgelegt, erfolgt der Verschluß an der Basis des Blattes. Da es am Zweig und grün bleibt, könnte wohl die fortdauernde Assimilation etwas Sauerstoff liefern (Textfig. 214).

Die Bulimulide *Liguus*, die oben auf Bäumen lebt, birgt ihr Gelege nach Pilsbry gleichwohl am oder im Boden.**)

Es bleiben somit nur ganz wenig Formen, die sich bei der Eiablage vom Boden freimachen.

Vivipar, bzw. ovovipar sind eine große Anzahl Pulmonaten. Die Erscheinung tritt sporadisch auf, so daß selbst eine Gattung eierlegende

*) Künkel, Zuchtversuche mit *Campylaea cingulata* Studer. Abhdlg. Senckenb. Naturf. Ges. XXXII. 1910.

**) H. Pilsbry, A study of the variation and zoogeography of Liguus in Florida. Journ. of the Acad. of nat. sc. of Philadelphia. XV. 1912.

und lebendiggebärende Arten umfassen kann. Immerhin läßt sich eine gewisse Beziehung erkennen, weniger allerdings eine systematische, als

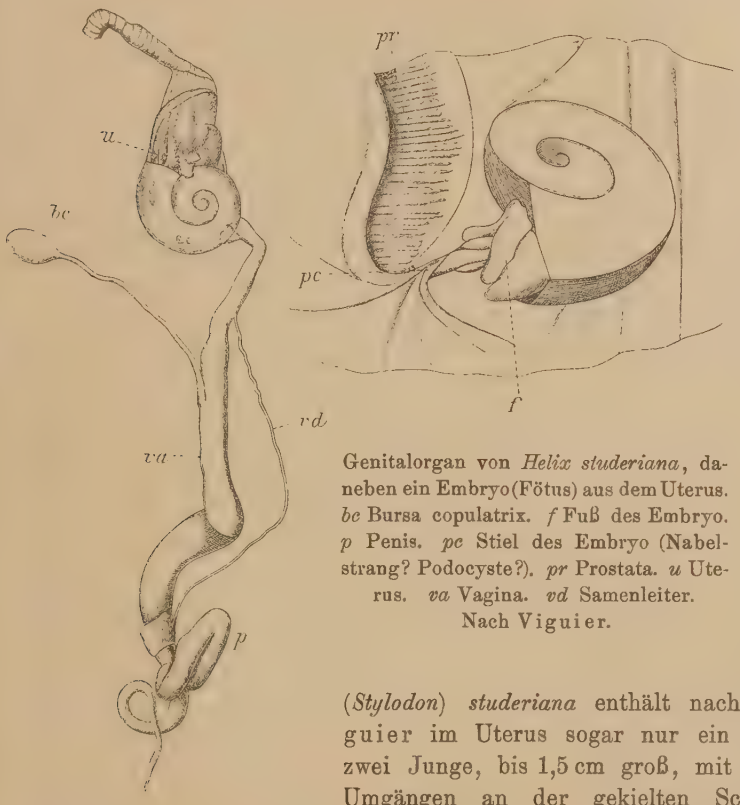
Fig. 214.
Eiablage von *Cochlostyla leucophthalma*.
Nach P. und F. Sarasin.

eine ökologische. Im Wasser scheint nur Eiablage zu herrschen (ganz im Gegensatz zu den Prosobranchien), daher es kein vivipares Basommatophor gibt. Von den Soleoliferen ist mit Sicherheit nur eine vivipare Vaginulide zu nennen, *Pleuroprocta zootoca n. sp.*, merkwürdigerweise von Kamerun, d. h. vom Schnittpunkt des Äquators mit dem Schwingungskreis. Von den Stylommatophoren dürften alle Nacktschnecken und Halbnacktschnecken Eier legen, vermutlich weil ihre Eigentümlichkeiten auf besonderem Feuchtigkeitsbedürfnis beruhen. Unter den beschalten Stylommatophoren dagegen gibt es eine ganze Reihe viviparer, beinahe aus allen Familien, soweit die Systematik ein Urteil gestattet. Am wenigsten kommen wohl die Raublungenschnecken in Frage, schon weil sie sich am und im Boden halten, zuerst noch *Glandina* und die Heliciden. Bei Vitriniden und ähnlichen ist das Urteil erschwert, da die Systematik noch schwankt; auch sie treten bei ihrem großen Feuchtigkeitsbedürfnis in den Hintergrund. Am häufigsten ist die Erscheinung jedenfalls bei Schnecken in trocknerem Klima, Lebensweise an nackten Felswänden, wie bei unseren *Clausilia*, *Balea* u. dergl. Die Liste, die früher Rochebrune zusammenstellte, reicht nicht mehr aus, da immer neue Angaben auftauchen, von *Achatina*, *Pupa* usw. Einzelne Fälle sind bereits bei den Geschlechtswerkzeugen erwähnt.

Die Anzahl der Jungen im weiblichen Teil des Spermoviduкts, der zum Uterus erweitert ist, schwankt nach den Arten. *Partula gibba* enthält nach Quoy und Gaimard (Voyage de l'Astrolabe S. 113) eine ziemliche Menge. Unsere kleine *Helix rupestris* beherbergte nach Moquin-Tandon (Journ. de conchyl. 1853, S. 225) 3 oder 4 oder 7 Stück, von denen die größten 0,8 mm maßen und anderthalb Schalenumgänge hatten. *Helix inaequalis*, nach Steenstrup eine Raublungenschnecke, enthielt nach

Fischer (ibid. 1873, S. 8) ungefähr ein Dutzend in ganz verschiedenen Entwicklungszuständen, ähnlich *Paludina*, die untersten waren die größten, Eier von 3 mm Durchmesser, auffallenderweise kalkschalig, darin Embryonen mit zwei Schalenumgängen. Bei unseren Clausilien, soweit sie vivipar sind, bleibt die Zahl meist viel niedriger, ähnlich bei *Helix (Stylodon) unidentata* nach Dufo, wo sich entweder zwei ziemlich gleichgroße Embryonen finden, oder auch drei, wobei der dritte viel kleiner bleibt. *Helix*

Fig. 215.



Genitalorgan von *Helix studeriana*, daneben ein Embryo (Fötus) aus dem Uterus. *bc* Bursa copulatrix. *f* Fuß des Embryo. *p* Penis. *pc* Stiel des Embryo (Nabelstrang? Podocyste?). *pr* Prostata. *u* Uterus. *va* Vagina. *vd* Samenleiter. Nach Viguier.

(*Stylodon*) *studeriana* enthält nach Viguier im Uterus sogar nur ein oder zwei Junge, bis 1,5 cm groß, mit zwei Umgängen an der gekielten Schale, die einen abweichend struierten Apex darstellt, mit sehr regelmäßigen gekörnten Streifen, während nachher glatte Zuwachsstreifen folgen. Leider sind Viguiers Angaben nicht ganz präzis. Der Uterus ist dünnwandig und aufgetrieben mit zwei dünnwandigen Taschen, darin der Embryo, in eine dicke weißliche Masse gebettet. Aus dem Fuß kommt ein gedrehter Stiel, der sich dann zu einer Art Placenta erweitert. Das wäre wohl die höchste Form der Brutpflege. Die Tragzeit dauert nach Dufo 60 Tage. Die Jungen kommen heraus, während die Mutter in ihrer Schale retrahiert bleibt, durch eigene Bewegung (sollte sie nicht der Muskel-

tonus des Integuments der Mutter herausdrücken?). Die Mutter schrumpft während der Tragzeit auf die Hälfte zusammen. Der kümmerliche Zustand zeigt sich ebenso in ihrer Blässe, gegenüber der kräftigeren Färbung nicht trächtiger Exemplare.

B. Ontogenese.

Historisches.

Ältere Arbeiten, wie die von O. Schmidt, Gegenbaur, Semper beschäftigen sich weniger mit der Aufteilung des Eies durch die Furchungsfolge, als mit der allgemeinen Morphologie des Embryos, sowie mit Embryonal- und Larvenorganen, Urniere, Velum, Kopfblase, Schwanzblase oder Podocyste, Anlage von Fuß, Mantel, Schale usw. Auch Sarasins haben später in dieser Richtung gearbeitet, sowie Joyeux-Laffuie, und Künkel. Mit Warneck setzt wohl genauere Beobachtung der Furchung ein, die allmählich immer schärfer durchgearbeitet wird. Und zwar erstrecken sich die verschiedenen Abhandlungen auf Vertreter der größeren Gruppen, wenn auch nicht mit gleicher Ausführlichkeit. Von einem marinen Basommatophor berichtet allein Fujita, von Süßwasserbasommatophoren Crampton, über die Anfänge bei *Ancylus* Fol, am exaktesten wohl C. Rabl und Wierzejski; die Soleoliferen stehen bei ihrer geographischen Beschränkung naturgemäß zurück, so daß nur die Arbeiten von Joyeux-Laffuie und Sarasins in Betracht kommen, die Rathouisiiden aber bis jetzt ganz ausfallen. Auffallend beschränkt sind auch die Familien der Stylommatophoren, welche die genauere Aufmerksamkeit auf sich gelenkt haben. Es sind in erster Linie *Succinea*, über die Ferd. Schmidt besonders berichtet hat, eine Anzahl Heliciden und Limaciden, *Limax*, *Agriolimax* von Fol, Sarasins, Meisenheimer, Mark, Kofoid, Holmes, Linville, Henchmann u. a. Bei weitem die meisten Familien harren noch der Aufklärung, so die Janelliden, Philomyciden, die Vitriniden, Zonitiden, Buliminiden, Pupiden usw. Gelegentlich kommen Beobachtungen dazu über vivipare Formen, selbst über *Clausilia* besitzen wir nur die ältere Arbeit von Gegenbaur, ohne daß der wichtige Vergleich zwischen einer viviparen und einer oviparen Form durchgeführt wäre. Wenn solche Beschränkung auch für die grundlegende Auffassung schwerlich nachteilige Folgen hat, da sich für die Gastropoden im allgemeinen immer schärfer ein gleiches Grundschema der Entwicklung herausstellt, wie namentlich Pelseneer kürzlich durchgeführt hat, so fehlt doch

für den morphologischen Vergleich der häufig abweichenden Organe noch vielfach die entwicklungsgeschichtliche Grundlage. Namentlich sieht man sich vergebens nach Arbeiten um, welche die Organogenese abweichender Gruppen behandeln. Hier kommt etwa die Abhandlung von Heyder (s. S. 377) über die Mantelorgane der Arioniden, von Klotz über die Entwicklung der Genitalorgane von *Limnaea* in Betracht. Weitere Aufschlüsse findet man aber bei Autoren, welche bei Behandlung ausgebildeter Formen noch postembryonale Veränderungen nachweisen, an den Genitalien, an den Centralganglien, an der Schale. Eine besondere Richtung schlagen endlich die Arbeiten von Lang und Künkel ein, die sich mit Vererbung und Bastardierung befassen oder Züchtung von linksgewundenen Exemplaren sonst rechts gewundener Arten anstreben.

Schließlich gehört die Fähigkeit, verloren gegangene Teile wieder zu ersetzen, unter die postembryonale Entwicklung. Die Regenerationsvorgänge werden gerade in letzter Zeit eifrig studiert.

Allgemeines über die Entwicklung. Embryonalorgane.

Es scheint für die Pulmonaten allgemeine Regel zu sein, daß sie in der definitiven Form der Erwachsenen die Eischale oder Eikapsel verlassen, so daß sie nachher nur noch auswachsen und namentlich die Genitalorgane entwickeln. Manche anderen Organe erleiden zwar noch Um- und Weiterbildungen, die Schale, die Sohle, die Cerebralganglien, die Lunge u. dergl., sporadisch und in verschiedener Abstufung, ohne indes die äußere Gestalt wesentlich zu ändern. Es ist daher ungenau, wenn viele Abhandlungen von larvalen Organen und Larven reden. Von äußeren Organen kommen während der Ontogenese Velum, Kopfblase und Schwanzblase oder Podocyste in Betracht, von denen namentlich die letzteren außerordentliche Bedeutung erlangen können, aber sie sind beim Ausschlüpfen der jungen Schnecke so gut wie verschwunden; und da es keineswegs als ausgemacht gelten kann, daß sie von Vorfahrenstadien als Organe des freilebenden Tiers ererbt und in die Eikapsel zurückverlegt sind, so haben sie nur als embryonale Organe zu gelten, und man darf nur von Embryonen sprechen. Anders die Urnieren, die aber das äußere Aussehen nicht beeinflussen.

Die Befruchtung.

Von dem Eindringen des Spermatozoenkopfes und der Vereinigung des weiblichen und männlichen Vorkerns ist wohl nichts besonderes zu berichten, was von der allgemeinen Regel abweicht, wohl aber von der Einrichtung, durch welche bei *Helix pomatia* eine Polyspermie oder Überbefruchtung verhindert wird. Von Pérez und Garnault bereits gesehen, aber unrichtig gedeutet, ist sie erst durch Meisenheimer klar interpretiert. Hier erfolgt die Befruchtung im Receptaculum seminis (Befruchtungstasche Meisenheimer), das von (fremdem) Sperma strotzt.

Nach erfolgter Befruchtung treten auf der Oberfläche des Eies zerstreute kleine Höckerchen auf, die sich zu stachelartigen, 1-, 2- oder 3spitzigen Gebilden erheben und das ganze Ei mit einem Stachelkleid umgeben. Die Stacheln sind von einer homogenen Hülle, die in die Dottermembran übergeht, umgeben und mit Dotter erfüllt. Etwa beim Eintritt in den Ovidukt, d. h. in die weibliche Rinne des Spermovidukts, zieht sich der Dotter heraus aus den Stacheln, die nun abgeworfen werden. Es erfolgt die Umhüllung mit Eiweiß und beim Hinabwandern mit den verschiedenen Schalenschichten, zuletzt mit Kalk.

Fig. 216.

Eizelle der Weinbergschnecke aus dem Receptaculum seminis mit Stachelkleid. Nach Meisenheimer.

Unbefruchtete taube Eier scheinen nicht selten vorzukommen. Nach Wierzejski (s. u.) sind sie am häufigsten, wenn bei Basommatophoren gelegentlich zahlreiche Dotter in eine Schale gelangen.

I. Die Furchung bis zum Beginn der Gastrulation.

Je peinlicher die Untersuchungen der Furchung in neuerer Zeit durchgeführt sind, etwa von C. Rabl an, wobei besonders Mark, Kofoid, Meisenheimer, Holmes, Fujita, F. Schmidt, Kostanecki und Wierzejski zu nennen sind, um so schärfer stellt sich die Übereinstimmung mit den übrigen Mollusken, zunächst mit den Prosobranchien heraus, wenn auch im einzelnen, besonders in bezug auf die Mesodermbildung, noch Unklarheiten oder Besonderheiten bestehen bleiben. Die Fortschritte betreffen vielfach Feinheiten, wie die Furchungshöhle und den Zusammenhang der Blastomeren untereinander. Eine Schwierigkeit in der Benutzung der Literatur ist durch die abweichende Nomenklatur der Blastomeren entstanden, die Kofoid eingeführt hat, um ein gleichmäßiges Schema ohne Rücksicht auf die Größe der Furchungskugeln, auf die Differenz also zwischen Macro- und Micromeren zu gewinnen und dadurch die unmittelbare Vergleichung mit der äqualen Furchung anderer Tiergruppen zu ermöglichen. Er verzichtet also auf die Benutzung großer Buchstaben, sowie auf die Zahl vor diesen, um die Macromerengenerationen, je nach der Abschnürung von Micromeren, zu kennzeichnen; vielmehr wird alles gleichmäßig durch kleine Buchstaben und deren Exponenten ausgedrückt. Da die Mehrzahl der Autoren bei den Bezeichnungen geblieben ist, wie sie bei den Prosobranchien verwendet werden, bleibe ich auch dabei. Tatsache und Auffassung laufen ja auf dasselbe Ziel hinaus.

Wierzejski hat bei *Physa fontinalis* und *Ph.* (*Aplexa*) *hypnorum* die Furchung streng bis zum Stadium von 123 Blastomeren, dann im einzelnen die Ectomerenquartette und die Anlage der Organe am schärfsten verfolgt, unter fortwährender Vergleichung mit anderen Formen, daher sich die Darstellung ihm am besten anschließt.

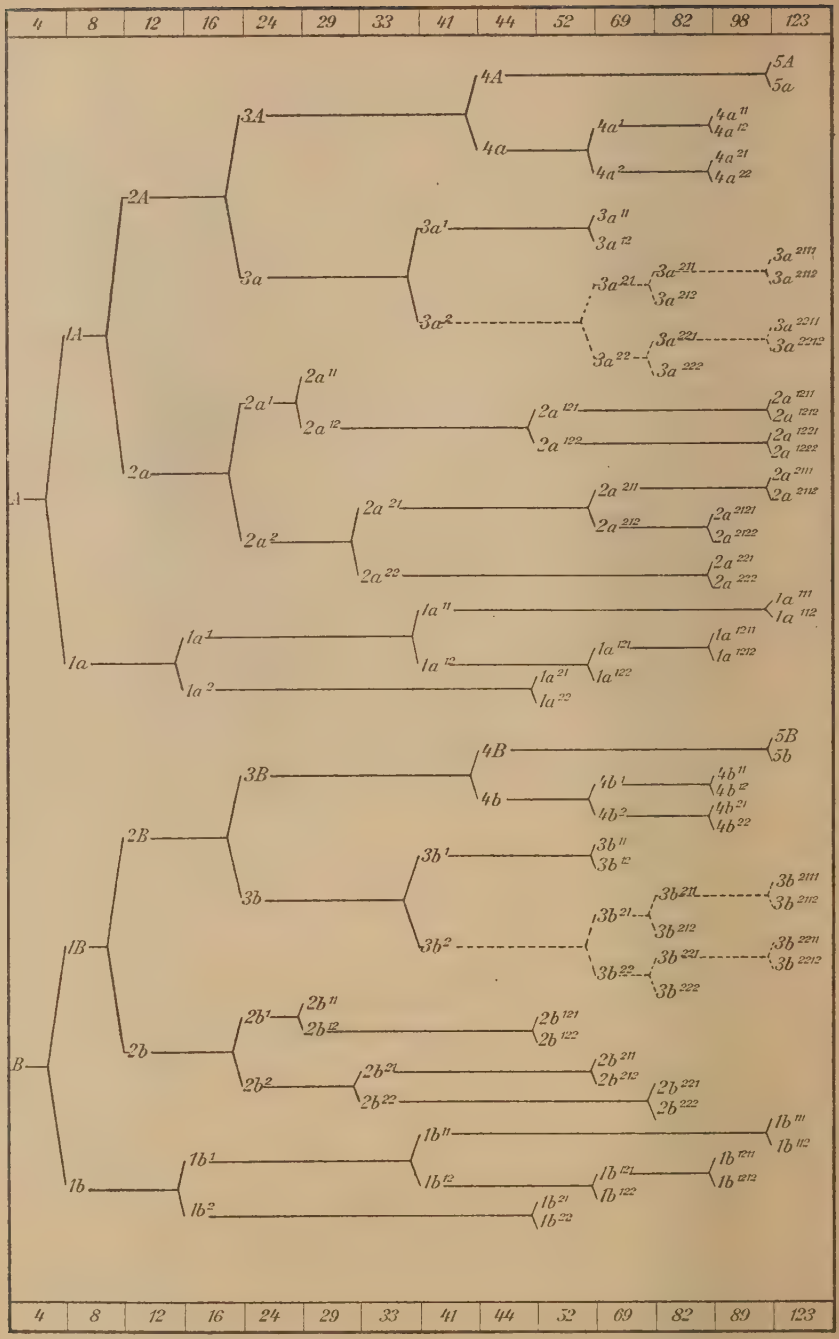
Von der Eizelle nach der Reduktionsteilung bis zum Stadium von 24 Blastomeren.

Das Ei hellt sich am animalen Pole, der sich gleichzeitig in der Querrichtung verbreitert, stark auf, indem der Dotter nach dem vegetativen Pole verdrängt wird. Dann erfolgt die Einsenkung am animalen Pole, wobei die Teilungsspindel ganz oberflächlich zu liegen kommt. Durch die Verdrängung der von dem geteilten und bereits regenerierten Kern abgelösten Spindelfasern entsteht der Zwischenkörper, der die beiden scheinbar getrennten Blastomeren zusammenhält. Er liegt nicht in der Hauptachse, sondern ist nach links und unten verschoben, wodurch vermutlich die Dexiotropie der nächsten Teilung bedingt ist. Darauf legen sich die beiden Zellen eng aneinander zu einer Kugel. Wie bereits von F. Schmidt, Kofoid und Meisenheimer gezeigt wurde, ist sie eine Hohlkugel, da durch Flüssigkeitsausscheidung nach innen ein anfangs linsenförmiger, später kugelförmiger Hohlraum, die erste Furchungshöhle, gebildet wurde. Es ist bezeichnend für eine lange Reihe von Teilungsvorgängen, daß durch ähnliche Verschmelzungen, Zellzusammenhänge und Flüssigkeitsausstoßungen ein periodisch wechselndes Auftreten und Verschwinden der oft sehr unregelmäßigen Furchungshöhle erfolgt (s. u.), bis zur Bildung eines bleibenden Blastocöls.

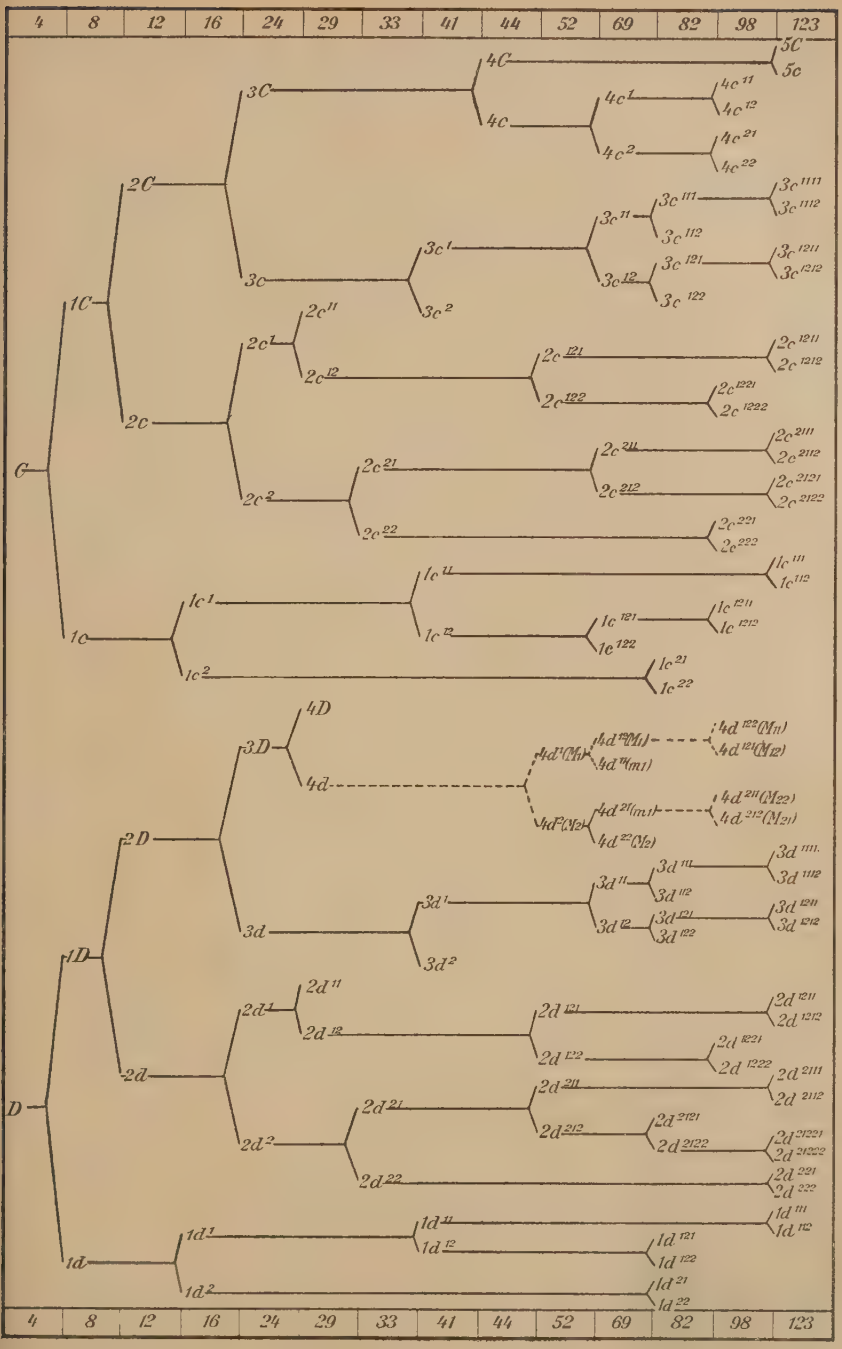
Beim Übergange zur zweiten Teilung verschwindet die Furchungshöhle wie auf einen Ruck. Die Teilungsspindeln liegen zunächst horizontal und zur ersten Teilungsebene parallel. Dann stellen sie sich schräg dexiotrop. So kommt es, daß die erste Teilungsebene oben bajonettartig eingeknickt wird, und bei der Ausbildung der zweiten sich die vordere rechte und die linke hintere Blastomere, *A* und *C*, am animalen Pole in der Polarfurche berühren, während *B* und *D* oben getrennt sind und am unteren vegetativen Pole in einer zur oberen senkrechten Polarfurche zusammenstoßen. Bisweilen ist *D* jetzt schon größer als *B*, so die künftigen Schicksale andeutend.

Die erste Furchungsebene liegt schräg zur Längsachse des Tieres. Der Unterschied zwischen rechts- und linksgewundenen Schnecken zeigt sich am besten in der Lage der Polarfurchen. Die der dexiotropen sind spiegelbildlich zu denen der laeotropen, ebenso die gebogenen Blastomeren. Entsprechend sind die Bezeichnungen zu wählen in entgegengesetzten Richtungen, was in der Literatur nicht durchgeführt ist. Allerdings kommt darauf wenig an, insofern nur die beiden Blastomeren, die am animalen Pole sich in der Polarfurche berühren und der linken und rechten Körperhälfte entsprechen, als *A* und *C* genommen werden.

Bei der Vorbereitung zur Abschnürung des ersten Quartetts von Micro- oder Ectomeren verschwindet wieder die inzwischen aufgetretene Furchungshöhle, der Dotter wird wieder nach dem vegetativen Pol verdrängt in scharfem Abschluß, die Blastomeren rücken auseinander und



Tab. A. Furchungsfolge von *Physa*



bis zu 123 Blastomeren. Nach Wierzejski.

verschieben sich von rechts nach links. Die Spindeln legen sich an, am animalen Pole knospen die Micromeren heraus in beliebiger Ordnung, selten synchronisch. Während der Abschnürung stehen sie genau senkrecht über den Macromeren, erst nach der Rekonstruktion ihrer Kerne verschieben sie sich nach links.

Vom 8-Zellenstadium geht es bei manchen Pulmonaten gleich in die 16zellige Blastula über, indem die Teilung des ersten Quartetts mit der Abschnürung des zweiten zeitlich zusammenfällt. Bei andern, wie bei *Physa* in der Regel, schiebt sich ein 12zelliges Stadium ein, dadurch, daß sich zunächst das zweite Quartett von den Macromeren trennt, natürlich in entgegengesetzter Richtung zum ersten. Die Blastomeren dieses Quartetts sind beträchtlich größer als die des ersten, aber kleiner als die Macromeren. Nach der Teilung des ersten Quartetts, also auf dem Stadium von 16 Zellen, pflegt eine Ruhepause einzutreten mit kugelförmiger Abrundung des Keims und entsprechender Furchungshöhle.

In der Regel folgt jetzt gleichzeitig die Teilung der Macromeren für Abschnürung des dritten Quartetts von Ectomeren, so wie die Teilung des zweiten Quartetts, also der Übergang von 12 auf 24 Zellen. Dabei ist allerdings meist der erstere Vorgang, die Bildung des dritten Micromerenquartetts, der Teilung des zweiten um eine Phase voraus. Ja es kann das Tempo in der Weise sich verschieben, daß das Stadium von 12 Zellen ohne Ruhepause in das von 24 übergeht. Der Erfolg in bezug auf den Wechsel der Teilungsrichtung und die Lagerung der Blastomeren bleibt derselbe.

Jetzt tritt am Keim eine verhältnismäßig lange Ruhe und Abrundung ein, wobei sich die vierte Macromere 3*D* kräftig abhebt. Die Pause in den Teilungen wird zu einer inneren physiologischen Umsetzung benutzt. Die Furchungshöhle, die ordnungsgemäß wieder einsetzt, ist nicht einheitlich und weit, wie bisher, sondern ein labyrinthischer Spaltraum. Er kommt dadurch zustande, daß einmal die verschiedenen Blastomeren sich gegenseitig durch zarte Substanzbrücken verbinden, namentlich aber in den centralen Hohlraum zipfelförmige Fortsätze aussenden, die Macromeren, zumal 3*D*, kurze und plumpe, die Micromeren schlanke und lange. Letztere erreichen die der Macromeren, und es findet ein Stoffaustausch statt, der sogar zeitweilig in einem vacuolisierten Mittelkörper von geringem Umfange zum Ausdruck kommt.

Der Stoffaustausch hängt vermutlich mit den Körpern zusammen, welche Wierzejski nach Haeckers Vorgang (bei *Cyclops*) als Ectosomen bezeichnet. Durch Kernfärbemittel sichtbar gemacht, treten sie das erste Mal deutlich hervor auf dem 4-Zellenstadium, über dem Kern. Bei der Vorbereitung zur Abschnürung des ersten Quartetts liegen sie in der einen, dem vegetativen Pole zugewendeten Sphäre, während sie der oberen fehlen. Dann werden sie an die Oberfläche verdrängt und wandern nach dem vegetativen Pole, wo die beiden Gruppen an der Polarfurche

dieser parallel liegen, während die beiden anderen die Ecken an deren Enden einnehmen. In der entsprechenden Lage verharren sie bis zum Stadium von 24 Zellen, in welchem der Dotter sich auf die vier Macromeren beschränkt, während die übrigen 20 Blastomeren farbloses Plasma enthalten. Jetzt wandern nun die Ectosomen nach der Mitte, jenem vacuolisierten Centrum zu. Hier treten namentlich die 4 Zellen des ersten Quartetts $1a^1$—$1d^1$, welche nachher das Kreuz bilden, in nähere Berührung mit den Macromeren, und es scheint nun ein Austausch stattzufinden, wobei die Ectosomen verschwinden, indem sie sich entweder auflösen oder neue Verbindungen eingehen. Jedenfalls ist dieses Stadium wichtig für die Verteilung irgendwelcher Substanzen, die zu den verschiedenen Körperregionen wesentliche Beziehungen haben. Andeutungen der Ectosomen finden sich bereits bei Fol an *Planorbis* und bei Fujita an *Siphonaria*.

Fortsetzung der Furchung.

Nach der dem inneren Stoffwechsel gewidmeten Pause treten die Zellen des zweiten Quartetts $2a^1$—$2d^1$ in die Teilung. Sie liefert ungleiche Produkte. Die kleineren oberen Descendenten $2a^{11}$—$2d^{11}$, die sich hinter die Polzellen des ersten Quartetts $1a'$—$1d'$ lagern, sind zur Zeit die kleinsten Furchungskugeln, sie liefern die Endzellen, „tip-cells" des Kreuzes und bleiben am längsten während der Embryonalzeit unverändert. Die anderen Descendenten $2a^{12}$—$2d^{12}$ haben mit dem Kreuz nichts zu tun. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen schickt sich die Macromere $3D$ durch Absonderung und Ausbildung der Spindel zur Teilung an. Sie wird entweder auf dieser Stufe oder erst auf der nächsten durchgeführt. Es folgen sich also entweder die Stadien von 24, 29, 33 oder von 24, 28, 33 Zellen. Die letztere Zahl wird erreicht durch die Teilung der anderen Komponenten des zweiten Quartetts $2a^2$—$2d^2$. Auch sie erfolgt inäqual, die kleineren Descendenten $2a^{22}$—$2d^{22}$ sind nach dem vegetativen Pol gewendet und legen sich halbmondförmig an die Macromeren an; auch sie bleiben verhältnismäßig lange unverändert. Die Teilung von $3D$ liefert besonders ungleiche Produkte. Die kleine Zelle $4D$ liegt außen und bildet mit $3A$, $3B$ und $3C$ die entodermale Rosette am vegetativen Pol, die große Zelle $4d$ liegt als Urmesodermzelle in der engen, spaltförmigen Furchungshöhle. Ohne Pause teilen sich jetzt die Zellen des ersten Quartetts $1a^1$—$1d^1$ in die Apicalzellen $1a^{11}$—$1d^{11}$, die am animalen Pole liegen bleiben, und die Basalzellen $1a^{12}$—$1d^{12}$, welche die Mittelstellung zwischen Apical- und Tipzellen einnehmen.

Bis hierher folgen sich die Teilungen regelrecht abwechselnd in laeo- oder dexiotroper Richtung, nicht jedoch so beim dritten Quartett $3a$ bis $3d$, dessen Teilung die Zahl der Blastomeren auf 41 bringt. Von diesen großen Zellen liefern die beiden vorderen bei *Physa* zwei kleine Tochterzellen $3a^1$ und $3b^1$ in laeotroper Richtung nach dem animalen Pole zu, die beiden hinteren dagegen dexiotrop nach dem vegetativen Pole zu. Die

Discordanz hängt mit den späteren Schicksalen zusammen, denn von den größeren dieser 8 Blastomeren liefern $3a^2$ und $3b^2$ die Anlagen des sekundären Mesoderms, $3c'$ und $3d'$ verbleiben im Ectoderm.

Während die Macromere $3D$ sich bereits früher geteilt hatte unter Abschnürung der großen Urmesodermzelle $4d$, folgen nun die anderen Macromeren $3A$, $3B$ und $3C$ nach. Die kleineren Komponenten bleiben am vegetativen Pole und bilden mit $4D$ die Polrosette, die größeren, $4a$ bis $4c$ entfernen sich davon. Alle zusammen geben die Entodermplatte mit dem undurchsichtigen Dotter. Die Zellen der Rosette flachen sich ab und entsenden lange Fortsätze ins Blastocoel. Der Keim ist jetzt auf 44 Zellen angelangt.

Die nächsten acht gehen von ganz verschiedenen Elementen aus, $1a^2$, $1b^2$, $2a^{1.2}$—$2d^{12}$, $2d^{21}$, $4d$. $1a^2$ und $1b^2$ liefern die vier vorderen Trochoblasten, die schnell wachsen, ihr Plasma hauptsächlich in langen centripetalen Fortsätzen konzentrieren und sich nicht weiter teilen. Von $2a^{1.2}$—$2d^{1.2}$ bildet die letzte, $2d^{1.2}$, ihre Spindel zuerst aus. Dem entspricht es, daß auch von der Serie $2a^{2.1}$—$2d^{2.1}$ die letzte, hintere, den drei übrigen beträchtlich vorauseilt. Die Urmesodermzelle $4d$ teilt sich vollkommen äqual und bilateral. Ihre Descendenten, M_1 und M_2, sind anfangs kuglig und durch den Zwischenkörper verbunden, dann ziehen sie sich in die Länge und versinken mit einem Teil in das Blastocoel.

Ohne eingeschaltete Ruhepause folgt jetzt die Teilung von 17 Zellen, annähernd synchronisch, ohne bestimmte Reihenfolge im einzelnen, wodurch die Orientierung erschwert wird. Der Zerfall der Zellen $2a^{2.1}$ bis $2c^{2.1}$ bringt das zweite Quartett auf 24 Zellen, die in vier Etagen übereinanderliegen, in der obersten die vier Tipzellen, in den beiden nächsten je acht, unten wieder vier, von denen sich $2d^{22}$ dem Mesoderm, $2a^{22}$ bis $2c^{22}$ dem Entoderm anschließen. Vom dritten Quartett treten sechs Zellen in Teilung ein, während $3c^2$ und $3d^2$ noch lange in Ruhe bleiben. Zunächst teilen sich $3a^2$, $3b^2$, $3c'$ und $3d'$, durchweg äqual und bilateral. Ihre acht Produkte liegen nebeneinander, die der Quadranten a und b am vegetativen, die der Quadranten c und d am animalen Pole. $3a^1$ und $3b^1$ teilen sich ebenso, wenn auch nicht ganz synchron. Sie bringen das dritte Quartett auf 14 Zellen, von denen acht in den vorderen, sechs in den hinteren Quadranten liegen. Die drei Entomeren $4a$— $4c$ teilen sich, und zwar besonders langsam, in beliebiger, wechselnder Ordnung, während der Ausbildung der Spindeln runden sie sich ab und erheben sich in die Peripherie, wodurch die Furchungshöhle zunimmt; nach der äqual erfolgenden Zerlegung sinken sie wieder ein; sie bilden mit den beiden Mesodermzellen M_1 und M_2 einen Kranz um die aus den Macromeren gebildete Polrosette. Von den Basalzellen des Kreuzes $1a^{1.2}$ bis $1d^{1.2}$ bleibt die letzte noch längere Zeit unverändert. $1a^{12}$—$1c^{12}$ zerfallen dagegen gleichzeitig; ihre kleineren Descendenten $1a^{122}$—$1c^{122}$ zwängen als äußere Mittelzellen sich zwischen ihre Mutterzellen und die

Tipzellen ein. Die beiden Urmesodermzellen M_1 und M_2 geben zwei kleine Descendenten m_1 und m_2 ab, die sich abgeflacht unter $4D$ verbergen. Der nunmehr aus 69 Zellen bestehende Keim zeigt große Regelmäßigkeit; durch das Kreuz am animalen Pole, dem am vegetativen um die Polrosette entsprechende Gruppierungen gegenüber liegen, wird er in vier Quadranten geteilt, wobei die Abweichungen im vierten Kreuzarm d deutlich die Medianebene markieren. Wieder ist im Inneren die Furchungshöhle durch lange Fortsätze der meisten Zellen auf enge Spalträume reduziert.

Nun ziehen die vier Zellen des sekundären Mesoderms $3a^{21}$, $3a^{22}$, $3b^{21}$ und $3b^{22}$ ihre Fortsätze zurück; sie schnüren nach dem vegetativen Pol konvergierende winzige, chromatinreiche Tochterzellen ab, welche die vier Entodermzellen halbmondförmig umfassen. An der animalen Hälfte folgen die hinteren Trochoblasten $1c^2$ und $1d^2$, meist $1c^2$ voran, und legen ihre Descendenten in die Interradien des Kreuzes. Die hintere Basalzelle $1d^{12}$ teilt sich allmählich in zwei anfangs gleiche Zellen; doch wächst die nunmehrige Basalzelle $1d^{121}$ auf Kosten der Mittelzelle $1d^{122}$, welche dadurch den Mittelzellen der übrigen Arme $1a^{122}$—$1c^{122}$ gleich wird. Auch die hinteren Zellen des dritten Quartetts $3c^{11}$, $3c^{12}$, $3d^{11}$ und $3d^{12}$ schnüren kleine chromatinreiche Zellen gegen den vegetativen Pol zu ab, ähnlich den vorderen Paaren dieses Quartetts, d. h. den Zellen des sekundären Mesoderms (s. o.). Dann folgt die Teilung von $2b^{22}$, d. h. eine von den Blastomeren, die auf der vegetativen Eihälfte den Tipzellen entsprechen, weiter $2d^{212}$. Damit sind 82 Blastomeren erreicht.

Von nun an werden die Teilungen beschleunigt. Die sechs Entodermzellen $4a^1$—$4c^1$, $4a^2$—$4c^2$ zerlegen sich in der Richtung nach der Polrosette, um die sie einen doppelten, hinten offenen Kranz von zwölf Zellen bilden. Mit den Blastomeren $4A$—$4D$ setzen sie jetzt das Entoderm zusammen, das durch seine gelbliche Färbung sich wohl hervorhebt. Die Mesodermzellen M_1 und M_2, die schon zwei kleine Zellen m_1 und m_2 abgegeben haben (s. o.), vergrößern sich und teilen sich so, daß die wenig kleineren Tochterzellen M_{11} und M_{21} gegen den Äquator rücken, Im zweiten Quartett teilen sich $2a^{212}$ und $2c^{221}$ in wenig bestimmter Zeitfolge, dazu $2d^{122}$. $2a^{22}$ und $2c^{22}$ teilen sich so, daß die kleineren Tochterzellen $2a^{222}$ und $2c^{222}$ mit dem Entoderm in Berührung bleiben ($2b^{22}$ war schon früh geteilt, $2d^{22}$ bleibt noch lange in Ruhe, — d. h. Ungleichmäßigkeit im vorderen und hinteren Teil der Medianebene). In der animalen Hälfte teilen sich $1a^{121}$, $1b^{121}$ und $1c^{121}$, a und c äqual, b inäqual, so zwar, daß die kleinere Blastomere $1b^{1211}$ lange ungeteilt bleibt, wieder also eine Unregelmäßigkeit in der Medianebene. Jetzt umfaßt der Keim 98 Zellen, ohne daß ein Ruhestadium eintrat.

Von hier aus gelang es Wierzejski noch, die Furchung bis zu dem Stadium von 123 Zellen zu verfolgen. $4A$—$4C$ liefern $5a$—$5c$, so daß jetzt 19 Entodermzellen vorhanden sind. Die medianen Mesodermzellen

sind inzwischen fast ganz ins Blastocoel eingesunken. Wesentlich für das Keimblatt soll sein, daß in m_1 und m_2 erst fremdes Material abgestoßen wurde. Das sekundäre Mesoderm sondert sich dadurch zum definitiven Keimblatt, daß von den Zellen $3a^{211}$, $3a^{221}$, $3b^{211}$ und $3b^{221}$ sich vier wenig kleinere Tochterzellen $3a^{2112}$, $3a^{2212}$, $3b^{2112}$ und $3b^{2212}$ abgliedern, je nach ihrem Quadranten in entgegengesetzter Richtung. Ganz analog verläuft die Teilung der vier übrigen großen Zellen des dritten Quartetts $3c^{111}$, $3c^{121}$, $3d^{111}$ und $3d^{121}$; sie geben vier chromatinreiche kleine Derivate ab, die sich ans Entoderm anlegen. Am animalen Pol teilen sich $1a^{11}$—$1d^{11}$ inäqual und annähernd radial; die vier kleineren Tochterzellen $1a^{111}$—$1d^{111}$ bilden wieder die Apicalrosette, die größeren $1a^{112}$—$1d^{112}$ liegen interradial zwischen den Kreuzarmen. Im zweiten Quartett bleibt der vordere Quadrant b in Ruhe, dagegen teilen sich die drei Zellenpaare unter den Tipzellen $2a^{121}$, $2a^{211}$, $2c^{121}$, $2c^{211}$, $2d^{121}$ und $2d^{211}$; in der nächsten Etage $2a^{122}$ und $2c^{212}$, im hinteren Quadranten $2d^{2122}$ und die vegetativ gelegene Zelle $2d^{22}$.

Weiterhin wurde es unmöglich, die Furchung im ganzen Keim gleichmäßig zu verfolgen; es wurden daher die Schicksale der einzelnen Distrikte des Keims geprüft. Ich gebe (S. 674) die Übersichtstabelle zum Vergleich mit der von Trochus im vorigen Bande S. 664 und 665. Die erste in zwei Blastomeren ist weggelassen. Daß die Zeitfolge nicht durchweg dem Schema zu gehorchen braucht, wurde an mehreren Stellen erwähnt. Die Bezeichnung der Spindelrichtung mit δ und λ wurde beiseite gelassen, da Wierzejski wiederholt auf Unsicherheiten aufmerksam gemacht hat. Die Mesodermelemente sind durch punktierte Linien kenntlich gemacht. Der Keim besteht nunmehr aus folgenden Blastomeren:

im ersten Quartett	. . . . .	27 Zellen
„ zweiten „	. . . . .	41 „
„ dritten „	. . . . .	30 „
„ vierten „	. . . . .	18 „
„ fünften „	. . . . .	3 „
und	. . . . .	4 Macromeren
	Zusammen	123 Zellen

Von nun ab verfolgt Wierzejski nach Möglichkeit die einzelnen Organe des Embryos bis zur Feststellung des definitiven Schicksals.

Geschichte des ersten Quartetts (Tab. B).

Es umfaßt das Kreuz, die Kopfblase und die Trochoblasten. Die erste Generation von Micromeren $1a$—$1d$ enthält noch alle Elemente. Die zweite zerfällt in die Trochoblasten $1a^2$—$1d^2$ und in die Polrosette $1a^1$—$1d^1$. Aus ihr geht

das Kreuz

hervor, wobei nur noch die indifferenten End- oder Tipzellen aus dem zweiten Quartett, $2a^{11}$—$2d^{11}$, hinzukommen. Die Rosettenzellen stärken

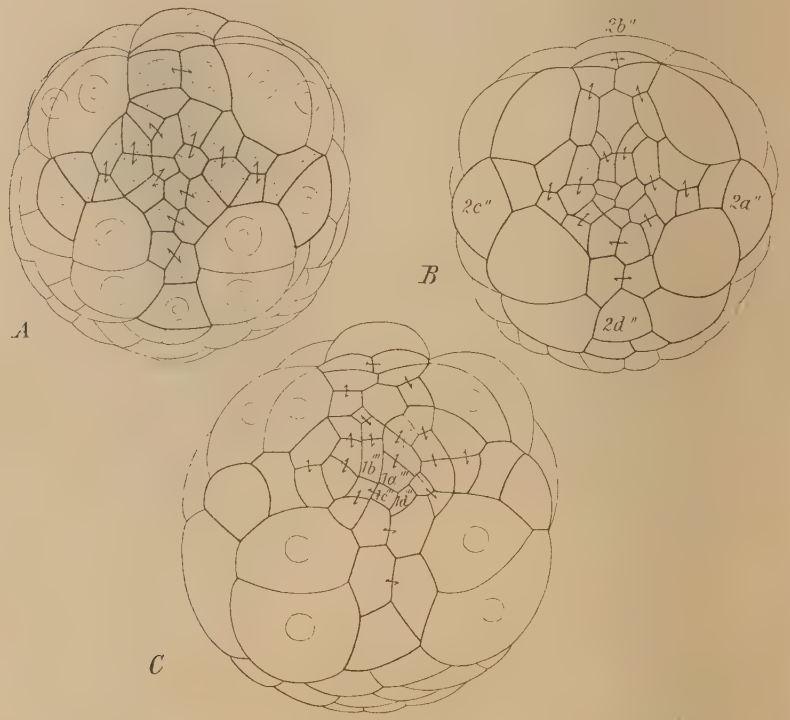
sich zunächst, indem sie durch lange Fortsätze aus den Macromeren die Körnchengruppen oder Ectosomen übernehmen, dann teilen sie sich in die Apical- und Basalzellen $1\,a^{11}$—$1\,d^{11}$ und $1\,a^{12}$—$1\,d^{12}$. b bildet den vorderen Kreuzarm. Bei den folgenden Teilungen bleibt der Hinterarm d zurück (s. Tabelle B). Zunächst werden nach außen die äußeren Medianzellen $1\,a^{122}$—$1\,c^{122}$ abgegeben, die lange unverändert bleiben, dann die inneren Medianzellen $1\,a^{1212}$—$1\,c^{1212}$. Von den Descendenten der Apicalzellen bilden die kleineren $1\,a^{111}$—$1\,d^{111}$ nunmehr die Polrosette, die größeren $1\,a^{112}$—$1\,d^{112}$ legen sich als Intermediatzellen in die Winkel zwischen den Kreuzarmen.

Jetzt folgt eine Längsspaltung der Arme, indem sich die inneren Medianzellen in der Reihenfolge b^{1212}, a^{1211} und c^{1211}, letztere gleichzeitig, in je zwei nebeneinanderliegende Blastomeren äqual teilen. Dann folgt auch d^{121} und darauf d^{122}, welches letztere nach Holmes bei *Planorbis* ausbleiben soll. Gleichzeitig macht sich eine Einsenkung am animalen Pole bemerkbar, die am Anfang des Hinterarms am tiefsten ist (s. u.). Die erste Längsspaltung wird vollendet, nachdem sie noch in den inneren Seitenarmen die inneren Medianzellen $1\,a^{1212}$ und $1\,c^{1212}$ und die vordere äußere Medianzelle $1\,b^{122}$ ergriffen hat. Sie hat nur den Hinterarm ganz durchgeteilt, in den Seitenarmen dagegen die äußeren Medianzellen und im Vorderarme die Basalzelle verschont, die ganze Figur aber kompakter gestaltet. Die Umwandlung schreitet fort an den inneren Medianzellen des Vorderarms, die Descendenten $1\,b^{121211}$ und $1\,b^{121221}$ umfassen die Basalzellen nebst den vorderen Intermediatzellen und trennen diese von den Trochoblasten, indem sie sich mit den inneren Medianzellen der Seitenarme berühren. Ziemlich unregelmäßig ist die jetzt folgende Furchung der Intermediatzellen, $1\,c^{1122}$ und $1\,d^{1122}$ sind meist die größten. Von den Apicalzellen rückt $1\,d^{111}$ in die centrale Lage, zwischen $1\,a^{111}$ und $1\,c^{111}$ bleibt ein Rest der Polarfurche. Durch weitere Teilungen in Basal- und Medianzellen der Seitenarme kommt das Kreuz auf 43 Zellen, Vorderarm 8, Seitenarme je 9, Hinterarm 5, Apical- und Intermediatzellen 12. Dabei sind die Enden der Seitenarme etwas nach hinten gebogen, die Einstülpung am vegetativen Pole und die Entwicklung des Mesoderms wirken schiebend nach vorn. Im Vorderam teilen sich jetzt die vier Descendenten der inneren Medianzelle und legen sich im Bogen vor die Basalzelle, gleichzeitig in den Seitenarmen die Basal- und danach die Medianzellen besonders auf der Hinterseite, so daß jetzt 57 Zellen das Kreuz bilden, indem vorn 4, seitlich je 5 dazugekommen sind. Die Zunahme erfolgt weiterhin an den gleichen Stellen und an den Intermediatzellen. Ungeteilt bleiben die äußeren Medianzellen der Seitenarme, $1\,a^{122}$ und $1\,c^{122}$ und die Tipzellen (außer $2\,b^{11}$). Die Zellen des Hinterarms und die apicalen vergrößern sich dann nur, ohne sich zu teilen. Dadurch drängen die Seitenarme auseinander, deren dicht gedrängte Zellmassen jetzt aus den hellen Zellen der Umgebung als Kopf- oder Scheitelplatten sich herausheben. Dabei wird möglicherweise die noch ungeteilte

Basalzelle des Vorderarms $1b^{1211}$, wie es Holmes für *Planorbis* beschreibt, nach vorn verdrängt, selbst zwischen den beiden Descendenten der Tipzelle hindurch bis zur Berührung mit Zellen des zweiten Quartetts.

Was vom Kreuz übrig ist, ergibt die Kopfblase und das Velum. Zur Kopfblase werden verwandt die vier Zellen des Hinterarms, die äußeren Median- und Tipzellen der Seitenarme, sowie die hinteren Trochoblasten, die meiner Meinung nach ihren Namen zu Unrecht führen, da sie mit

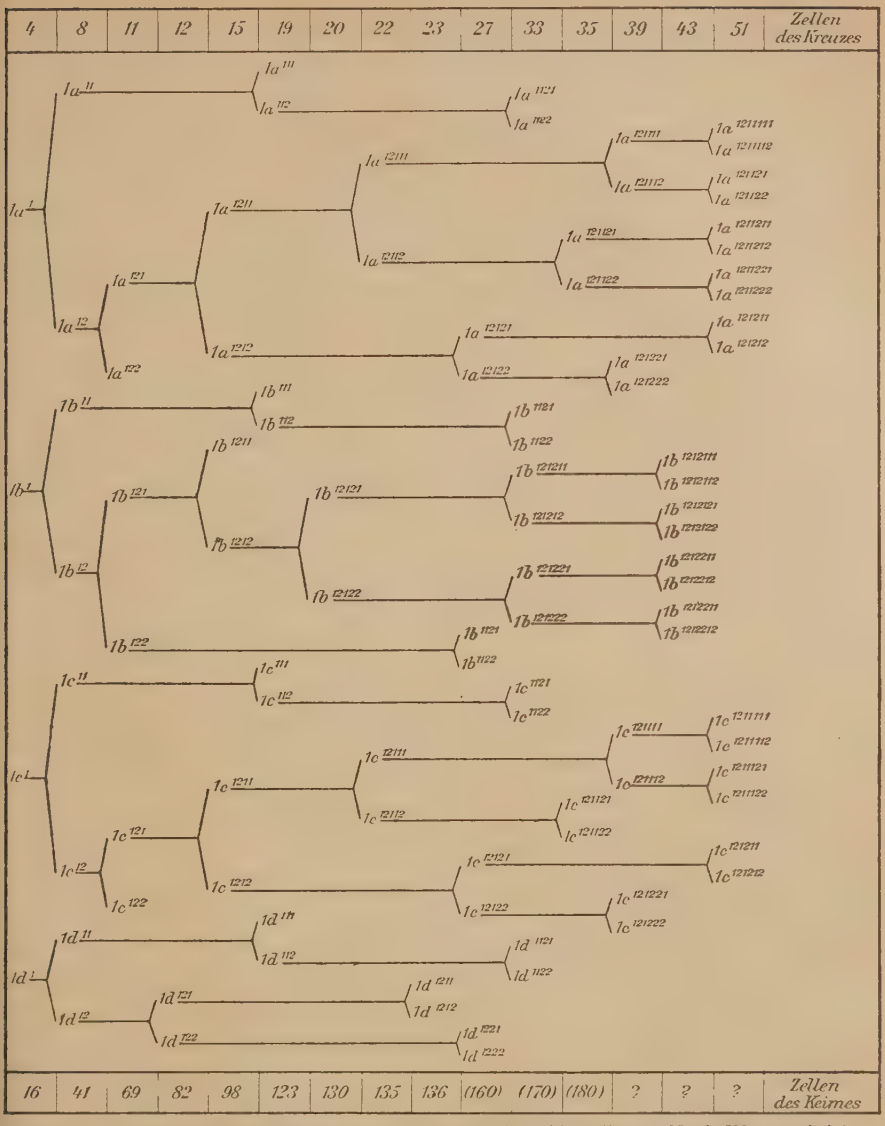
Fig. 217.



Kreuzfigur von *Physa*, *A* 30-, *B* 37-, *C* 39zellig. Nach Wierzejski.

einem Troch oder Velum nichts zu tun haben. Dabei stoßen die seitlichen Tipzellen an die hintere und pressen sie zusammen, daß sie sich in die Länge streckt. Die vorderen Trochoblasten $1a^{21}$, $1a^{22}$, $1b^{21}$, $1b^{22}$ werden zu Velarzellen und legen sich an die Scheitelplatten an.

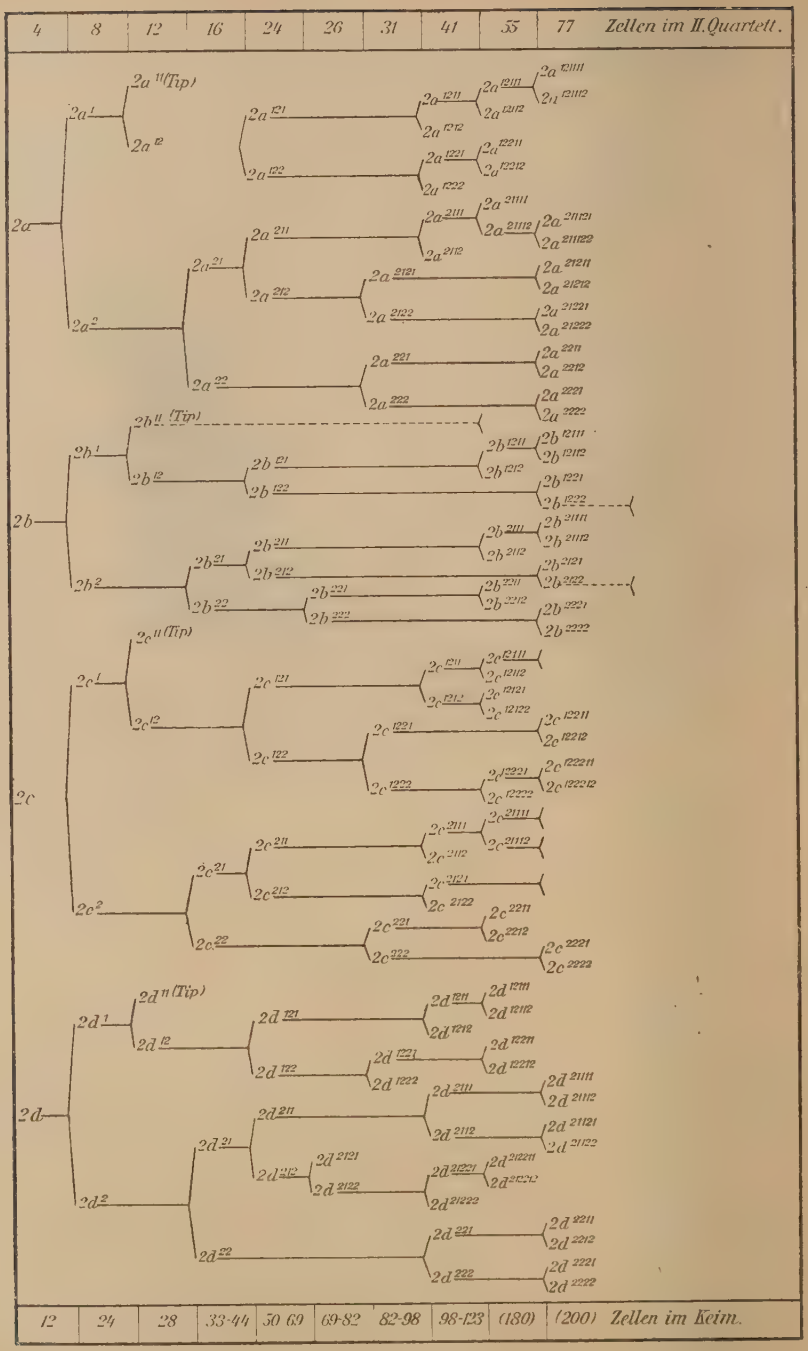
Die Einstülpung am apicalen Pol (s. o.), die sich zeitweilig trichterförmig vertieft und erst mit der Entwicklung der Kopfblase schwindet, um sich als Brücke flacher Zellen zwischen den Kopfplatten auszuspannen, will Wierzejski mit Ernährung und Stoffaustausch erklären, nicht aber als Rest eines apicalen Sinnesorgans auffassen, selbst wenn sich noch ein Wimperschopf in der Grube finden sollte.



Tab. B. Genealogie des Kreuzes von *Physa* (ohne Tipzellen). Nach Wierzejski.

Geschichte des zweiten Quartetts (Tab. C).

Wie aus Tab. A ersichtlich, kommen bei einem aus 123 Blastomeren bestehenden Ei 41 auf das zweite Ectomerenquartett, und zwar auf $2a$ 11, auf $2b$ 7, auf $2c$ 11 und auf $2d$ 12. Während im ersten Quartett der hintere Quadrant am weitesten in der Zellenzahl zurückblieb, ist er hier am schnellsten vorausgeeilt. Von den Tipzellen $2a^{11}$—$2d^{11}$ geht die vordere $2b^{11}$ in den Prototroch über, die drei übrigen in die Kopfblase



Tab. C. Genealogie des zweiten Quartetts. Nach Wierzejski.

(s. u.). Von den untersten, dem vegetativen Pole zugekehrten Abkömmlingen $2a^{221}$—$2d^{221}$ und $2a^{222}$—$2d^{222}$ beteiligen sich die im vorderen und in den seitlichen Quadranten gelegenen als Stomatoblasten an der Bildung des Ösophagus. Im allgemeinen geht die Teilung in allen Quadranten zwar nicht nach fester Regel, doch gleichmäßig vor sich. Und wenn das Quartett auf 77 Blastomeren gekommen ist, so fallen davon auf *B* 15, auf *A* 20, auf *C* 23 und auf *D* 19. Die Differenz zwischen den beiden seitlichen Quadranten hat mit der Asymmetrie noch nichts zu tun. Bei der weiteren Vermehrung bleibt *B* zurück, während sich das somatische Ectoderm vorwiegend aus *A* und *C*, namentlich aber aus *D* herleitet. Die Einzelheiten der Furchung dieses Quartetts s. Tab. C.

Geschichte des dritten Quartetts. Sekundäres Mesoderm.

Die Furchungsfolge des dritten Micromerenquartetts ist von besonderer theoretischer Bedeutung wegen der Frage, ob die Zerlegung des Keims in Macro- und Micromeren mit der Keimblättertrennung zu tun hat oder nicht. In letzterem Sinne wird sie entschieden in dem Falle, daß das Mesoderm nicht nur nach der Abschnürung der drei Micromerenquartette aus den bleibenden Macromeren, von $4d$ nämlich gebildet wird, sondern teilweise bereits von den Micromeren aus. Durch die Arbeiten von Kofoid und Meisenheimer an *Limax* und Fujita an *Siphonaria* schien es festzustehen, daß bloß eine einheitliche Mesodermanlage, von $4d$ aus, den Pulmonaten zukomme. Um so wichtiger ist die genauere Feststellung Wierzejskis für Physa. In Tab. A ist seine Entwicklung bis zur Aufspaltung in 30 Blastomeren bereits ersichtlich, ebenso sind die Elemente des dem dritten Quartette entstammenden sekundären Quartetts in den Quadranten *A* und *B* durch unterbrochene Linien gekennzeichnet. Die Differenz dieser vorderen Quadranten gegenüber den hinteren kam schon bei der Aufteilung von $3a$—$3d$ zum Ausdruck, insofern, als bei radialer Furchung in den vorderen Quadranten die kleinen, in den hinteren die großen Abkömmlinge in einem höheren Niveau liegen. Aus den großen vorderen $3a^2$ und $3b^2$ entsteht das sekundäre Mesoderm. Mit dieser vom Spiraltypus abweichenden Richtung setzt weiterhin Bilateralität dieses Quartetts ein.

Verfolgen wir $3a^2$ und $3b^2$ weiter, so bemerken wir erst eine äquale Teilung in $3a^{21}$, $3a^{22}$, $3b^{21}$, $3b^{22}$. Dann geben die beiden median gelegenen Zellen $3a^{22}$ und $3b^{21}$ je eine kleine, chromatinreiche Micromere $3a^{222}$ und $3b^{212}$ ab; und nachdem sie sich durch lange Fortsätze von den Macromeren irgendwelche neue Nahrung geholt haben, liefern auch die beiden anderen großen Mesodermzellen $3a^{21}$ und $3b^{22}$, die bilateral symmetrisch liegen, ein zweites Paar etwas größere Micromeren $3a^{212}$ und $3b^{222}$. Die vier Micromeren legen sich rechts und links dem vorderen Umfange der Entodermplatte an.

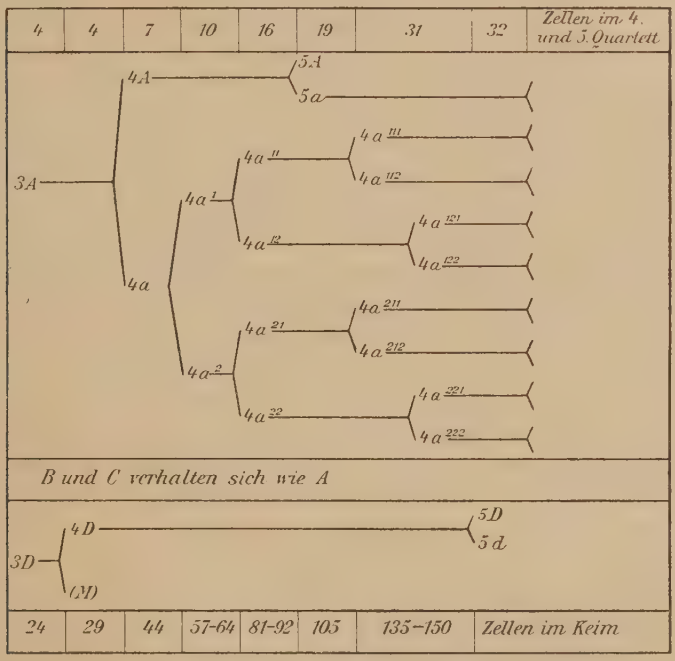
Diese Eigentümlichkeit, durch inäquale Teilung kleinste, dann etwas größere Micromeren abzugeben, die sich in ähnlicher Weise am Urmesoderm wiederholt, scheint demnach gesetzmäßig mit der Regulierung der stofflichen Differenzierung zusammenzuhängen. Und Wierzejski überträgt den gleichen Schluß auf die Furchung und die stufenweise Abtrennung der drei an Größe regelmäßig zunehmenden Ectomerenquartette überhaupt. Somit haben die Quartette mit der Sonderung der Keimblätter keineswegs streng zu tun, und es verschlägt nichts, daß das sekundäre Mesoderm bei *Crepidula* von Conklin aus dem zweiten Quartett abgeleitet wird. An Physa schließt sich in deren Entwicklung von den untersuchten Pulmonaten nur *Planorbis* an, nach Holmes' Darstellung; der ganze Unterschied beruht nach Wierzejski darauf, daß bei *Planorbis* vor dem Versinken der Mesodermzellen in die Furchungshöhle nur eine Micromere abgespalten wird, gegenüber den zwei Micromeren von Physa (s. o.). Das Versinken erfolgt nicht als kontinuierlicher Vorgang, sondern unter öfterem Wiederauftauchen an der Oberfläche. Nachdem es sich vollzogen hat, teilen sich die großen Mesodermzellen *SM* wiederholt äqual, ohne bestimmte Reihenfolge im einzelnen, ebenso ordnen sich jederseits bald zu einer einfachen, bald zu einer doppelten Zellreihe zwei Mesodermstreifen, die hinten mit denen des Urmesoderms zusammenhängen, am Vorderende aber getrennt sind. Viel später sieht man wieder kleine Micromeren sich ablösen. Das endliche Schicksal des sekundären Mesoderms besteht bei *Physa* nicht in der Bildung besonderer Embryonalorgane, etwa der Urniere (wie bei *Unio*), sondern es geht in das Mesenchym über, dessen Hauptmasse es aufbaut.

Die Zerlegung der übrigen Komponenten des dritten Quartetts ersieht man aus Tab. D. Wie in den vorderen Quadranten *A* und *B* werden auch in den hinteren *C* und *D* auf entsprechender Stufe, wenn auch zeitlich etwas vorauseilend, durch inäquale Teilung kleine Zellen abgeschnürt, die sich an die Entodermplatte anlegen und lange Zeit unverändert bleiben, $3c^{122}$ und $3d^{122}$. Ähnlich ist es in der Teilung von $3c^2$, die symmetrisch zu $3d^2$ erfolgt. Völlig genau stimmt die Furchungsfolge in den vorderen Descendenten, die dauernd in der Oberfläche verbleiben, $3a^1$ und $3b^1$. Alle daraus hervorgehenden Elemente, sowie alle Descendenten von $3c$ und $3d$ in den hinteren Quadranten, dienen zum Aufbau des somatischen Ectoblasts oder Ectoderms. Nur die kleinen Elemente im Umkreis der Entodermplatte werden abgelenkt (s. u.).

Geschichte des Entoderms. Primäres Mesoderm (Tab. D und E).

Von den vier Macromeren am vegetativen Pole teilt sich $3D$ und gibt als großen Abkömmling die Urmesodermzelle $4d$ ab, während die kleine Macromere $4D$ lange unverändert bleibt (s. o.) und zunächst mit $3A$—$3C$ die Rosette am vegetativen Pol bildet. Diese teilen sich dann ebenso inäqual, so daß die kleinen dotterfreien Mutterzellen die alte Macro-

merenstelle behalten und die großen, in schwacher Spiraldrehung nach außen von ihnen gelegenen Tochterzellen $4a$—$4c$ die ganze Dottermasse enthalten. Die Teilung wird eingeleitet durch kolossales Quellen der Kerne. Die nächsten Teilungen erfolgen immer schärfer nach dem radialen Typus, namentlich in den median gelegenen Zellen vollkommen bilateral symmetrisch und äqual. So kommen drei Kränze von Zellen zustande, die in Furchungspausen regelmäßig lange Fortsätze in die Furchungshöhle entsenden. Bereits bei der zweiten von diesen Teilungen



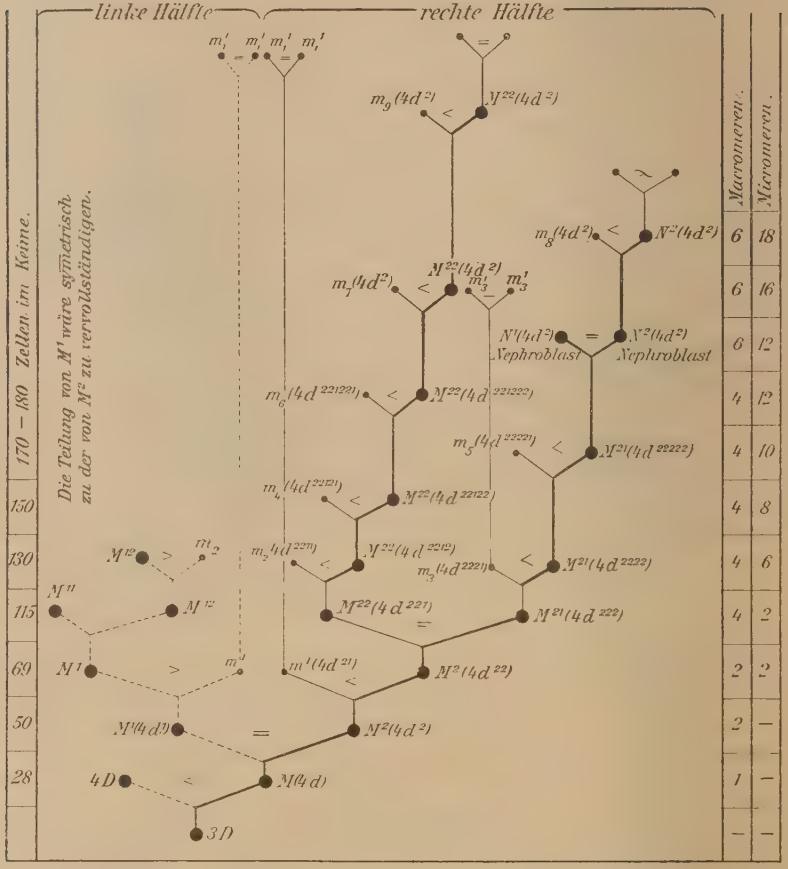
Tab. D. Genealogie des Entoderms. Nach Wierzejski.

gleicht sich der Gegensatz zwischen Macromeren und Micromeren aus, da die ersteren entsprechend kleinere Abkömmlinge liefern. Schließlich nimmt die Entodermplatte die Form einer Muschelschale an. Ihre Umgrenzung von Zellen des zweiten und dritten Quartetts s. o.

Die Bildung der Entodermplatte von *Planorbis* stimmt genau mit der von Physa überein. Unterschiede scheinen erst durch größeren Dottergehalt bedingt zu werden, wie bei *Crepidula*, dürften aber für Pulmonaten nicht in Betracht kommen.

Das Mesoderm, primäre Mesoderm (Mesentoblast Conklin u. a.), aus der großen Zelle $4d$ hervorgehend, liefert vom 28-Zellenstadium an bis zur Gastrulation durch eine Reihe abwechselnd äqualer (oder doch nahezu äqualer) und inäqualer, im allgemeinen bilateral-symmetrischer Teilungen

etwa 26 Blastomeren, von denen 6 die Anfangsgröße beibehalten, 20 dagegen, d. h. die aus den inäqualen Teilungen hervorgegangenen kleineren Descendenten, von Wierzejski als Micromeren bezeichnet werden, wobei freilich vor der Verwechslung mit den drei Ectodermquartetten zu warnen ist; die sonst für solche Vorkommnisse gebrauchten Namen „rudimentäre Zellen", „*vestigial cells*" scheinen indes noch weniger am Platze, da die



Tab. E. Genealogie des primären Mesoderms von *Physa*.
Nach Wierzejski.

Pulmonaten überhaupt in ihrer Entwicklung keine Blastomeren als überflüssig zu eliminieren scheinen, ein Beweis für den kontinuierlichen und harmonischen Charakter ihrer Furchungsfolge, d. h. für die Ursprünglichkeit der Gruppe. Der Wechsel zwischen inäqualen und äqualen Teilungen ist nicht ganz regelmäßig. Tab. E zeigt mehrfache Folge von inäqualen unmittelbar hintereinander. Das Ende ergibt zwei symmetrisch nach vorn divergierende Mesodermstreifen, an die sich vorn die des sekundären Meso-

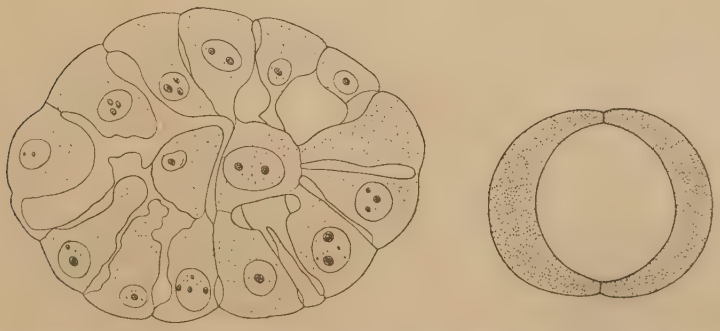
derms anschließen. Hinten liegt jederseits eine, vorn jederseits zwei Macromeren. Dazwischen schieben sich die Micromeren ein, teils vor der hinteren Macromere, teils zwischen beiden Gruppen eingeschaltet, als einfache oder mehrfache Kette, in mancherlei individuellem Wechsel. Die beiden vorderen, von Wierzejski deshalb als Nephroblasten bezeichneten Macromeren jederseits ergeben nachher die Urnieren, aus der hinteren Macromere geht später die Niere hervor. Die Verfolgung der Furchung im einzelnen wird allerdings weiterhin durch die Gastrulation erschwert.

Die mancherlei kleinen Zellen, die bei der Bildung des Mesoderms durch inäquale Teilung abgespalten werden und, von Wierzejski als Micromeren bezeichnet, lange Zeit unverändert bleiben, scheinen doch keine rudimentären Zellen zu sein, sondern durchweg später Verwendung zu finden (s. u.). Dasselbe gilt von den kleinen Blastomeren der Micromerenquartette, die ebenso später nach langer Ruhe an der Organbildung teilnehmen und ins Velum oder in die Kopfblase eintreten (s. o.). Es scheint somit bei den Pulmonaten keine Blastomeren zu geben, die nachträglich durch Abstoßung oder Resorption wieder ausgeschaltet werden, vielmehr dürfte mit Haecker stark inäquale Teilung von Blastomeren nicht anders zu beurteilen sein als die Bildung der Richtungskörperchen oder Polzellen. Der größere Abkömmling hat zunächst die wichtigere Aufgabe bei der weiteren Organbildung zu erfüllen, der zwerghafte bleibt vorläufig unverändert. Freilich legt dieser Vergleich mit den Richtungskörperchen den Verdacht gleich wieder nahe genug, daß deren Schicksal, das in schließlichem Untergang besteht, auch die eine oder andere Micromere treffen könnte. Die Tatsachen scheinen bei den Pulmonaten nicht dafür zu sprechen.

Die Furchungshöhle.

Nachdem man auf den Zusammenhang der Blastomeren in der Peripherie und die von ihnen umschlossene Furchungshöhle mit ihrer wechselnden Ab- und Zunahme und ihrer bald einheitlichen, bald in ein Sy-

Fig. 218.



Keime von *Agriolimax agrestis*, rechts aus 2, links aus 100 Blastomeren bestehend, mit Lückenräumen (Blastocoel) zwischen diesen. Nach Kofoid.

stem von Spalten aufgelösten Form aufmerksam geworden war, hat die Vergleichung der verschiedenen Formen einen wesentlichen Unterschied ergeben. Die Höhle ist bei Stylommatophoren größer als bei Basommatophoren, also auf dem Lande größer als im Wasser, wenigstens innerhalb der Gastropoden (Dreissena würde gegen das Gesetz verstoßen). Ob das mit einer geringeren Dottermenge der Landformen zusammenhängt, bleibt ungewiß. Die Bedeutung der Höhle scheint darin zu liegen, daß sie einen Excretraum darstellt, durch den hindurch allerlei Zellverbindungen zum Zwecke der Verlagerung und des Austausches von Stoffen — Dotter, Ectosomen — in den verschiedensten Richtungen ermöglicht wird. Bei den ersten Teilungsschritten namentlich scheint die Beteiligung der Kerne durch ihre Lage in der Nachbarschaft des Hohlraums bezeugt zu werden.

II. Die Gastrulation

beginnt bei Physa, wenn der Keim reichlich 200 Blastomeren umfaßt, von denen auf die Entodermplatte 33—35, auf das Kreuz 34—38, auf das sekundäre Mesoderm 10—16 und auf das primäre Mesoderm 4 Macro- und beiläufig 10 Micromeren kommen. Die Mesodermplatte ist beim Beginn kreisrund und aus lauter kleinen Zellen zusammengesetzt, 24 vom vierten Quartett in zwei konzentrischen Reihen, welche die vier Macromeren, sowie das fünfte und sechste Quartett, soweit vorhanden, zwischen sich fassen. Die Umfassung bilden zehn Abkömmlinge des dritten und drei des zweiten Quartetts, $2b^{2222}$ vorn, $2a^{222}$ und $2c^{222}$ seitlich. Der ganze Keim ist abgeflacht und apical eingesenkt (s. o.), so daß er beim Beginn der Gastrulabildung oben und unten eingestülpt erscheint. So bei Physa, während er sonst, z. B. bei Limax, nur stark sich abflacht. Zuerst sinken die Macromeren, sowie das fünfte und das sich eben abspaltende sechste Quartett ein, so daß der primäre Blastoporus zunächst von den Zellen des vierten Quartetts begrenzt ist. Dadurch, daß auch diese, unter gleichzeitiger Vermehrung ihrer Zahl, nachsinken, verengert sich die Öffnung und verschiebt sich nach vorn. Sie bleibt dabei rund, offen und fast central gelegen. Am vorderen Umfang verschieben sich die beiden Zellen $2b^{2221}$ und $2b^{2222}$, die hintereinander lagen, in eine bilateral-symmetrische Stellung, in der sie bis zur Ausbildung des Stomodäums verharren. Das hängt zusammen mit der Ausbildung der Asymmetrie, die, vom 145-Zellenstadium an bemerkbar, jetzt immer deutlicher wird, durch die ungleiche Teilung der seitlichen Ectomeren, die, namentlich nach unten zu in lebhafter Vermehrung begriffen, eine rechte und linke Vorwölbung erzeugen, von denen bei der linksgewundenen Schnecke die rechte überwiegt. Vorn führen weitere Teilungen zur Ausbildung der Trochoblasten und des Velums (s. u.); die hinteren Trochoblasten, wenn man sie so nennen darf, führen durch Abplattung und Ausscheidung nach der Furchungshöhle zu, unter gleichzeitiger Ausglättung und Vor-

wölbung der apicalen Einsenkung, zur Entstehung der Kopfblase. Den Beginn der Asymmetrie an einer bestimmten Zelle nachzuweisen, ist bei den Pulmonaten nicht gelungen, vielmehr ließ sich nur im allgemeinen die Zeit feststellen, in der die Ungleichheit beider Körperhälften deutlich und dauernd hervortritt.

Währenddem geht der Blastoporus, der durchweg, auch bei Limax (hier gegen Kofoids Vermutung, er liefere den After), zum Munde wird, in eine andere Form über, so daß er sich vorn verbreitert, hinten zuspitzt. Sie hängt zusammen mit der vorderen Verbreiterung des Embryos, mit dem vorderen Wachstum der Seiten *a* und *c* und mit dem durch das Wachstum in *c* und *d* von hinten her ausgeübten Druck.

Die Randzellen um den Blastoporus, oft mit Unrecht als Stomatoblasten bezeichnet, verhalten sich verschieden. Eingestülpt werden

die acht Micromeren oder Zwergzellen des sekundären Mesoderms und ihre Descendenten,

die hinter ihnen liegenden Zellen $3a^{112}$, $3a^{122}$, $3b^{112}$, $3b^{122}$, bzw. ihre Descendenten nur zum Teil, während die übrigen an der Oberfläche verbleiben und später die vordere Umrandung der Ectodermwulst bilden,

die vier seitlichen Randzellen, die aus $2a^{22}$ und $2c^{22}$ stammen,

einzelne von den kleinen Abkömmlingen im hinteren Umfange, während andere die hintere Umrandung der Ectodermwulst bilden. Die Schicksale sind mithin verschieden und nicht schematisch zu beurteilen. — —

Conklins Experimente mit der Zentrifuge.

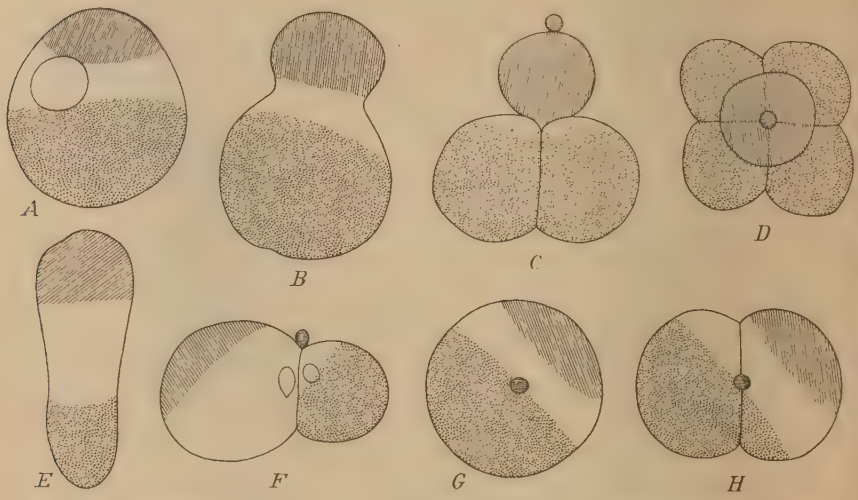
Die verschiedenen Substanzen der Eier wurden im voranstehenden im allgemeinen gewürdigt. Von Brooks zuerst bei den Basommatophoren beobachtet, von Mark sehr genau im frischen Limaxei verfolgt, dann von Rabl und Wierzejski in ihrer Aufteilung klargelegt, wurden sie von Conklin*) als klares oder weißes, als graues und als gelbes Protoplasma unterschieden. Das weiße ist durchsichtig, das graue durch feine Körnchen getrübt, das gelbe enthält Einlagerungen von Pigment und Dotterkörnern. Das letztere ist dem vegetativen Pole zugewandt, die anderen dem animalen, so zwar, daß sich die Teilungsspindeln im weißen vollziehen. Unter mancherlei Verschiebungen während der einzelnen Furchungsvorgänge läuft die Scheidung schließlich darauf hinaus, daß der gelbe Dotter ganz und gar in den meso- und entodermalen Elementen angehäuft wird.

Conklin unterwarf nun, um die näheren Beziehungen der verschiedenen Dottersubstanzen zur Furchung zu erforschen, Laich von Physa und Limnaea der Zentrifuge. Da zeigte sich zunächst eine Differenz der spezifischen Gewichte, der gelbe Dotter ist am schwersten. Der Unterschied muß wohl gering sein, da die Eier im Laich keineswegs nach der

*) E. G. Conklin, The effects of centrifugal force upon the organisation and development of the eggs of freshwater Pulmonates. Journ. of experim. zool. IX. 1910.

Schwerkraft orientiert sind, sondern beliebig durcheinander liegen. Der Laich der Basommatophoren ist für das Experiment besonders günstig, nicht nur wegen der Durchsichtigkeit, sondern weil die Eier durch die äußere Schleimmasse vor gegenseitigem Druck bewahrt werden. Höchst auffallend ist nun das abweichende Verhalten, je nachdem der Versuch vor den Reifeteilungen oder nachher angestellt wird, mit allerlei Abstufungen:

Fig. 219.



Eier einer *Limnaea* (*A*, *B*, *C*, *D*, *G*, *H*) und einer *Physa* (*E*, *F*), zentrifugiert. *A* und *B* frische Eier. *C* und *D* geteiltes Ei mit riesigem zweiten Richtungskörperchen, während dessen Ausstoßung sie zentrifugiert wurden, von der Seite und von oben. *E* und *F* nach den Aufteilungen zentrifugiert, *F* inaequal geteilt. *G* und *H* Eier, bei denen die Schichtung der Dottersubstanzen schief steht zur Eiachse. Nach Conklin.

1. Vor der Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens bildet der gelbe Dotter nach dem Zentrifugieren die Hälfte des Eies, unmittelbar vor der ersten Furchung nur ein Achtel. Im ersten Fall besteht er nach gründlichem Zentrifugieren fast nur aus Dotterkörnchen, mit dem Verschwinden des Keimbläschens wird wahrscheinlich viel gelöst, während eine feinkörnige gelbe Masse um die Furchungsspindel auftritt.

Vor den Reifeteilungen ist die graue Substanz spärlich und feinkörnig und läßt sich leicht vom weißen Dotter trennen, nachher nimmt sie zu, wird grobkörnig oder schaumig, entgegengesetzt dem gelben, und ist schwer zu trennen. Umgekehrt verhält sich der weiße Dotter. Ob dieses Zäherwerden auf Wasserverlust beruht, wie bei Fulgur, ist nicht ausgemacht.

2. Die drei Dottersubstanzen haben ein verschiedenes spezifisches Gewicht, der gelbe Dotter ist am schwersten und wird beim Zentrifugieren am weitesten nach außen geschleudert, der graue ist am leichtesten.

3. Die Zentrifuge wirkt nicht auf die Achse des Eies. Die erste Furchungsspindel liegt immer in der mittleren weißen Zone, während das Keimbläschen des eben gelegten Eies exzentrisch dem animalen Pole genähert ist. Wird vor den Reifeteilungen zentrifugiert, dann liegen die Richtungskörperchen an der mittleren weißen Zone, höchstens an der Grenze der grauen oder gelben Calotte, nicht aber am apicalen Pol, d. h. gemessen nach der Form, die das Ei bei der Schleuderbehandlung eingenommen hat. Denn es gleicht jetzt mehr einem Vogelei, dessen stumpfer, beim Schleudern nach außen liegender Pol vom gelben, dessen spitzer vom grauen Dotter eingenommen wird; bisweilen werden beide Pole sogar durch eine flache Einschnürung um den weißen Dotter voneinander getrennt. Wird während der ersten Reifeteilung zentrifugiert, dann tritt die erste Polzelle im Gebiete des grauen Dotters aus. Erfolgt das Schleudern nach beiden Reifeteilungen, dann können die Richtungskörperchen an jeder beliebigen Stelle liegen. Das heißt aber nichts anderes, als die völlige Unabhängigkeit der durch die Zentrifuge bewirkten Schichtung von der Längs- oder Furchungsachse des Eies. Solche Eier können sich unter Umständen normal weiter entwickeln ohne irgendwelche Schädigung des Embryos bis zum Ausschlüpfen.

4. Wenn somit bewiesen ist, daß die Furchungsfolge im Bau des Eies selbst liegt und nicht in äußeren Einwirkungen, so können doch durch die Zentrifuge auffallende Veränderungen bewirkt werden. Einmal lieferte die erste Furchung zwei Blastomeren von sehr verschiedenem Umfange, und doch entwickelte sich daraus eine normale Schnecke. Wirklich tiefgreifend und von morphologischem Einfluß schienen dagegen die Folgen der dexiotropen Schleuderbewegung auf einige Physa-Eier. Diese normal linksgewundenen Embryonen schienen in der Tat rechts gewunden, also in das Gegenteil umgeschlagen zu sein. In einem Falle entstand wenigstens eine einfach konische, weitmündige, nach rechts gerichtete Schale, in einem andern wurde der Apex geradezu dexiotrop angelegt. Das Herz, normal rechts gelegen, lag bei einem Embryo in der Mitte, bei einem anderen auf der linken Seite. Leider behandelt Conklin gerade diesen Erfolg seiner Experimente mit Unsicherheit und Vorsicht, ja er hat die entsprechenden Abbildungen, trotz der Beschreibung in der Figurenerklärung, ausgelassen.

5. Das Schleudern wirkt um so schädlicher, je später es vorgenommen wird, immer nur vom frisch gelegten Ei bis zur ersten Furchungsteilung gerechnet. Eier, die vor der ersten Reifeteilung zentrifugiert werden, entwickeln sich im allgemeinen alle normal; wird während der Reifeteilungen geschleudert, dann geht etwa die Hälfte zugrunde; geschieht es noch später, steigt der Prozentsatz noch höher. Das beweist also, daß während dieser Periode die Differenzierung schnelle Fortschritte macht, und das entspricht der bereits bei den Vorderkiemern festgestellten Tatsache, daß das Molluskenei scharf umschriebene Keimbezirke hat und

daher isolierte Blastomeren nur entsprechende Teilstücke liefern, aber keine Vollembryonen von verkleinerten Körperproportionen.

6. Als das Hauptergebnis seiner Versuche faßt Conklin den Nachweis auf, daß lediglich das klare Protoplasma seinen Namen verdient, während sowohl der graue wie der weiße Dotter bloß Nahrungssubstanzen von verschiedener Schwere sind. Das Protoplasma allein liefert die Kerne, es nimmt während der Furchung fortwährend zu auf Kosten der anderen, die hauptsächlich bei der Kernbildung verbraucht zu werden scheinen. Dafür, daß auch der graue Dotter morphologisch ohne jeden Belang ist, brachten einige Schleuderversuche einen exakten Beweis. Denn wenn dabei, wie erwähnt, gelegentlich der graue und gelbe Dotter durch eine eingeschnürte Protoplasmazone getrennt werden, so konnte es geschehen, daß der ganze graue Dotter ins zweite, nunmehr riesige Richtungskörperchen geriet, ohne daß dadurch der weitere Furchungsverlauf alteriert worden wäre. Der allgemeine Beweis für den morphologischen Unwert des gelben und grauen Dotters liegt in der Entwicklungsmöglichkeit ganz verschiedener Kombination des aus zwei Blastomeren gebildeten Eies, mag die eine allen gelben, die andere allen grauen enthalten, mögen beide die eine und die andere Substanz einschließen, aber in ganz verschiedenen Verhältnissen.

Für eine feinere Struktur des weißen, echten Protoplasmas und die Möglichkeit ihrer Änderung haben die Schleuderversuche keinen Anhalt erbracht, es wäre denn die Umstimmung eines laeotropen Physa-Embryos in einen dexiotropen. In dieser Richtung verdienen sie die höchste Aufmerksamkeit und Wiederholung. Ebenso wäre die genaue Verfolgung der Regulation der Dottersubstanzen, nachdem durch die Zentrifuge eine ungleiche Verteilung in den beiden ersten Blastomeren bewirkt ist, von großem Interesse. Denn es müßte sich zeigen, wie die richtige Verteilung des gelben Dotters und die Verdrängung seiner Reste auf das Meso- und Entoderm bewirkt wird, vermutlich durch ein relativ freies Spiel amoeboider Bewegung auf chemotaktische Reize.

III. Entwicklung der Organe.

Von Embryonalorganen, die gewöhnlich mit Unrecht als larvale bezeichnet werden, haben die Pulmonaten vor den übrigen Gastropoden lediglich die Schwanzblase oder Podocyste voraus, und auch diese ist auf die Stylommatophoren beschränkt, denen sie keineswegs in vollem Umfange zukommt. Bei ihnen erreicht die Kopfblase ihr Maximum. Die allgemeine Anlage des Körpers gleicht der der Vorderkiemer.

a) Die Embryonalorgane.

1. Das Velum.

Nach Rabl zeigen sich bei *Planorbis* Cilien bereits vor dem deutlichen Hervortreten des Velums an seiner künftigen Stelle. Mit ihnen

beginnt das Rotieren des Embryos, die über der Mundöffnung strudeln zudem Eiweiß in ihn hinein. Nachher tritt das Velum als ein Band blasser Zellen hervor, über dem Munde reicht es jederseits bis zu den Seiten unterhalb der Scheitelplatten. Hier schließt es mit einigen großen Zellen ab, die durch Vacuolen aufgequollen sind, ohne Cilien zu tragen. Nach Rabl besteht das Band bei *Planorbis* aus zwei Zellenreihen nebeneinander, nach Wierzejski bei *Physa* aus einer Reihe, deren Herkunft er genauer verfolgt hat. Es sind vom ersten Ectomerenquartett die vier vorderen Trochoblasten $1a^{21}$, $1a^{22}$, $1b^{21}$ und $1b^{22}$ (die hinteren gehen, wie erwähnt, in die Kopfblase über), vom zweiten $2b^{121}$, $2b^{122}$, $2b^{211}$, $2b^{212}$, dazu die vordere Tipzelle $2b^{11}$. Die Trochoblasten des ersten Quartetts rücken auseinander und bilden, übereinander gelagert, die genannten großen Zellen. Die übrigen teilen sich, so daß das Velum bei völliger Anlage der einzelnen Körperteile, Kopfblase, Fuß usw. aus 20—23 Zellen besteht. Bei *Planorbis trivolvis* sind es nach Holmes nur 11.

Die schwächste Entwicklung hat das Velum bei den lissopoden Stylommatophoren, wo es meist gar nicht als solches beachtet wird, die stärkste umgekehrt bei *Oncidium celticum*, wo es nach Joyeux-Laffuie nicht nur den ganzen Kopf und Nacken kranzförmig umgibt, sondern sich noch dazu in seitliche Lappen auszieht und biskuitförmig wird wie bei *Hydrobia* u. a., in offenbarer Anpassung an den marin-litoralen Aufenthalt. Im Vergleich mit *Hydrobia* und *Rissoa* möchte man zweifelhaft sein, ob die Wimperschnur oben wirklich ein ununterbrochenes Band bildet, wie es der Autor nach dem lebenden Embryo zeichnet. Hier können leicht die langen Wimpern, die von rechts und links nach der Mitte zu schlagen, Kontinuität vortäuschen.

Ist schon das Velum der Basommatophoren nach Fol ziemlich rudimentär, so tritt es am stärksten zurück bei Ancylus.

Bei den Basommatophoren wird als Rest des Velums gelegentlich noch der Rand der Mundlappen betrachtet. Ich selbst habe es, in erweiterter Auffassung, als das nach dem Kopf zu verschobene und verkürzte Epipodium genommen*), in der Weise, wie dieses bei Rhipidoglossen vorn über die Stirn hinweggreifen kann (s. u.). Unter den Stylommatophoren wird das am deutlichsten bei manchen Janelliden, wo, wie bei *Aneitea*, eine scharfe Leiste vorn am Kopfe herumgreift, die über sich die Augenträger hat, unter sich die beiden Lippenwülste.

Von Stylommatophoren melden Sarasins bei *Helix Waltoni* einen kurzen Querwulst über dem Munde, nach welchem seine Mitte sich herabzieht. Die hier stehenden Cilien sollen weit an der Decke in den Mundeingang hineinreichen und Eiweiß hineinspülen. Weit auffälliger aber ist ihre Angabe, daß bei *Vaginula* eine Wimperwulst an der unteren Mundlippe vorhanden ist und vermutlich die Rotation im Ei bewirkt. Ihm

*) Simroth, Über das System der Gastropoden. Verhdlgen d. d. zool. Ges. 1911.

steht eine mediane wimpernde Crista über dem Mund, auf der Stirn, gegenüber. Die erstere hat natürlich mit dem Velum nichts zu tun. Für die letztere kann man zweifelhaft sein. Sie zieht sich auch bei *Limax* an der Decke des Oesophagus hinein, nach F. Schmidt bei *Ancylus* u. a., ähnlich bei *Vaginula* (s. u.). Meisenheimer spricht daher *Limax* jede Spur eines Velums ab. Fol will bei *Helix* seitliche wimpernde Reste erkennen, während, wie erwähnt, Sarasins bei *Helix Waltoni* einen mittleren Querwulst dafür beanspruchen. Die Frage erhält ein ganz anderes Gesicht, wenn man mit ihnen das Velarfeld jederseits der Scheitel- oder Sinnesplatte gleichsetzt (s. u.).

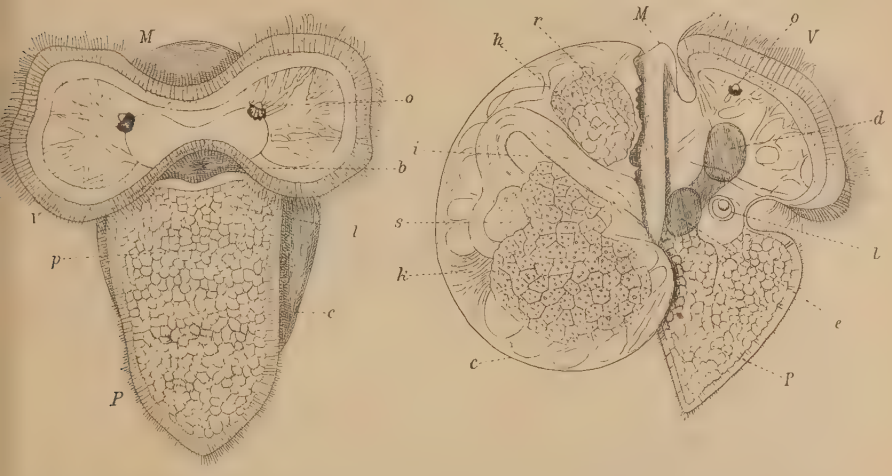
Als allgemeine Regel für das Velum der Pulmonaten darf gelten, daß es als Locomotionsorgan auf den Embryo beschränkt bleibt. Denn auch bei *Oncidiella* verschwindet es bereits längere Zeit vor dem Ausschlüpfen, so daß der Embryo zuletzt mit Hilfe des wohlausgebildeten Fußes auf der Innenseite der Eischale entlang kriecht. Dennoch muß wohl dieser Fall als eine sekundäre Verschiebung gelten, durch niedrige Temperatur veranlaßt, denn *O. celtica* stellt nur einen nördlichen Ausläufer dar. Vermutlich schlüpfen die Oncidiiden der Tropen auf einem früheren Stadium aus und bewegen sich noch mit Hilfe des Velums frei im Meerwasser.

2. Cephalocyste und Podocyste, Kopf- oder Nacken- und Schwanzblase.

Die Stirnanschwellung oder Kopfblase macht bei manchen Stylommatophoren, Heliciden, Limaciden usw. zeitweilig bei weitem den größten Teil des Embryos aus. Dadurch, daß die Zellen zunächst vakuolisiert werden und ein reichliches Secret nach der Leibeshöhle, die von der Furchungshöhle nicht zu trennen ist, ergießen, platten sie sich immer stärker ab unter gleichzeitiger Dehnung in der Fläche und Verlust der Zellgrenzen, wobei gleichzeitig die anfangs um die Kerne befindlichen Fetttröpfchen schwinden. So wird das Epithel zu einem dünnen Häutchen, das schließlich auf späteren Stadien durch Resorption wieder verschwinden soll. Im Innern der Höhle finden sich anfangs spärliche, später etwas reichlichere Mesodermzellen, in lockerer radiärer Anordnung. Die frühere Anschauung, daß durch sie rhythmische Kontraktionen der Blase bewirkt würden, scheint sich nirgends zu bestätigen. Meisenheimer konnte bei *Limax* nicht einmal ein durch das Spiel der Podocyste erzeugtes An- und Abschwellen beobachten, ebensowenig Heyder bei *Arion*. Wenn also das Organ auch nicht zur Anregung der Zirkulation der Körpersäfte dienen kann, so deutet doch wohl die besonders dünne Außenwand auf ihre Befähigung zur Atmung hin, und die Beziehung scheint auch begründet in der Beteiligung der hinteren Trochoblasten, die bei *Oncidium* vermutlich mit ins Velum übergehen. Das Wimperspiel aber hat doch wohl nicht nur die Rotation zu leisten, sondern mag ebenso durch Wechsel des Mediums zur Respiration in Beziehung stehen, wie ja

die Cephalocyste schlechtweg dem Velarfeld entspricht. Die Cephalocyste bildet sich im späteren Embryonalleben zwar einschließlich des Mesodermgewebes wieder zurück, läßt sich aber bisweilen auch noch nach dem Ausschlüpfen erkennen. So sah ich junge, freilebende *Geomalacus maculosus* noch mit erweiterter, dünnhäutiger und blasser Stirn, während der übrige Körper bereits die definitive Ausfärbung zeigte.

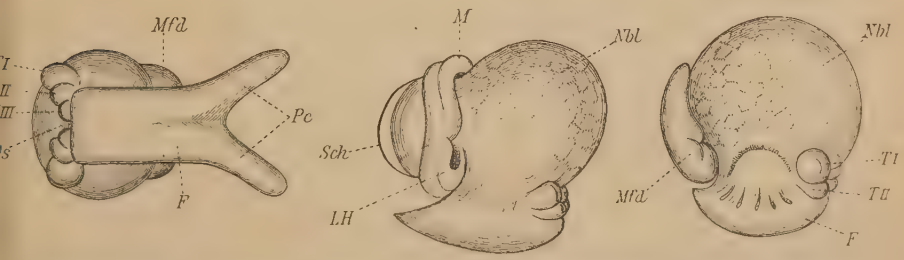
Fig. 220.



Veliges von *Oncidiella celtica* links von unten, rechts von rechts. *b* Mund. *c* Schale. *d* Cerebralganglion. *e* Pedalganglion. *l* Statocyste. *M* Mantel. *o* Auge. *P* Fuß. *V* Velum. Nach Joyeux-Laffuie.

Auch bei den Basommatophoren soll die kleinere Kopfblase nur passiv bewegt werden vom pulsierenden Fuß aus. Sie fehlt ganz bei

Fig. 221.



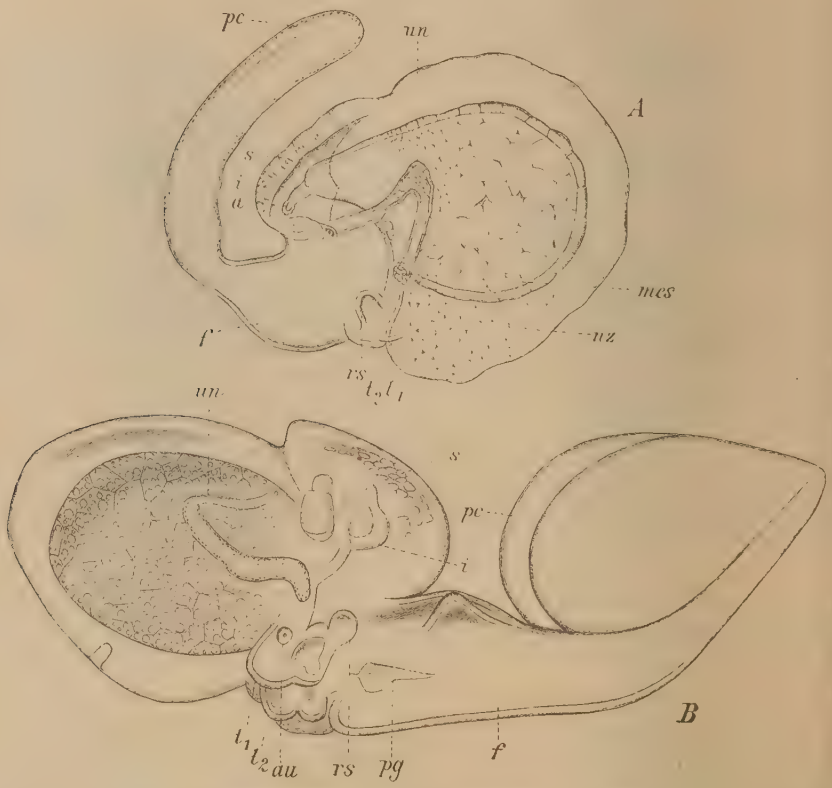
Embryonen von *Clausilia sp.* (links) und *Succinea* (Mitte und rechts). *F* Fuß. *LH* Lungenhöhle. *Mfd* Mantel. *Nbl* Nackenblase. *Os* Mund. *Pc* Podocyste. T_I, T_{II}, T_{III} Tentakel. Nach F. Schmidt.

Oncidium und *Succinea*. Bei *Vaginula* dagegen glauben Sarasins das Organ, wenn auch durch Reagenzien geschrumpft, wieder zu erkennen. Ja sie nehmen an, daß es hier, wo eine Podocyste fehlt, selbständig zu

pulsieren fähig ist. Dem entspricht die Angabe Joyeux-Laffuies, daß das Velum von *Oncidiella* mit dem Fuß zusammen pulsierende Kontraktionen ausführt.

Die Podocyste (Jourdain) fehlt den Basommatophoren ganz, ebenso unter den Stylommatophoren den Soleoliferen und unter den Lissopoden *Succinea* und *Bulimus citrinus* (nach F. Schmidt und Semper in der

Fig. 222.



Embryonen von *A Arion empiricorum*. *B Limax maximus*. *a* After. *au* Auge. *f* Fuß. *i* Darm. *mes* Mesoderm. *nz* Nuchalzellen. *pc* Podocyste. *pg* Pedalganglion. *rs* Radulascheide. *s* Schale. t_1 t_2 Tentakel. *un* Urniere. Nach Fol.

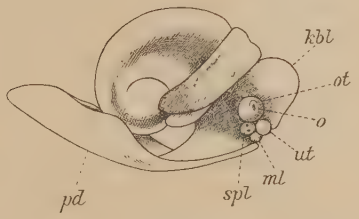
Ampullariaarbeit). Sie hat sich also erst innerhalb der Stylommatophoren entwickelt, und zwar in anscheinend wenig verwandten Gruppen, wenigstens nach dem üblichen System. Wo sie vorhanden, entwickelt sie sich etwas später als die Cephalocyste, ohne die sie wohl nie vorkommt (?), durch Erweiterung des Fußhöckers nach hinten und seitwärts. Dabei werden die Epithelzellen in ähnlicher Weise abgeflacht, die mesodermalen Elemente ordnen sich regelmäßig dorsoventral an als echte Muskelfasern, die bald peristaltisch, bald ohne scharfe Ordnung sich kontrahieren und

somit die Zirkulation im Embryo veranlassen, was bei den Basommatophoren zunächst der nicht nach hinten verlängerte Fuß übernimmt. Dessen Erweiterung steht wohl in Beziehung zum veränderten Medium, denn die Podocyste, die sich über den Rücken zurückschlägt, breitet sich unter der Eischale, d. h. an der Luft, aus, unter ständigem Ortswechsel mit dem Rotieren des Embryos. Sie findet sich ebenso bei viviparen Formen, bei *Clausilia similis* nach Gegenbaur, bei *Achatina zebra* und *Partula* nach Semper. Dabei rollen sich die Zipfel bald spiralig ein, bald schlagen sie sich auf den Mantel hinauf. Ihre Gestalt wechselt etwas; gewöhnlich breit

Fig. 223.

14 Tage alter Embryo von *Campylaea cingulata*. Nach Künkel.

Fig. 224.



Embryo von *Helix Waltoni*. *kbl* Kopfblase. *ml* Mundlappen. *o* Auge. *ot* Oberes Tentakel. *pd* Podocyste. *spl* Sinnesplatte. *ut* Unteres Tentakel. Nach P. und F. Sarasin.

und flach, wird sie zylindrisch bei *Arion* nach Fol (Textfig. 222), zweizipflig bei der von F. Schmidt untersuchten *Clausilia* (Textfig. 221), während sie bei *Cl. similis* nach Gegenbaur einfach bleibt. Sie kann enorm werden, den Embryo fast ganz einhüllen und sich flach an dem größten Teile der Eischale ausbreiten, so bei *Helix Waltoni* (Sarasin) und nahezu so bei *Campylaea cingulata* (Künkel). Durch zwei Bluträume, einen mitten durch den Fuß, einen mehr in seinem Rücken, steht sie mit dem Hirn und der Kopfblase in Verbindung. Wenn sie Jourdain als Allantois deutete, so bezieht sich der Vergleich in erster Linie auf die respiratorische Funktion; die Ernährung kommt wohl kaum in Frage, da das Eiweiß nicht durch Osmose, sondern per os aufgenommen wird. So nahe bei diesen Formen die Deutung der Schwanzblase nicht bloß als eines ciculatorischen, sondern auch respiratorischen Organs liegt, so glaubt doch Heyder die Respiration allein der Kopfblase zusprechen zu sollen, da diese stets der Eischale anliegt, während die Schwanzblase bei *Arion* nicht selten mitten im Eiweiß liegt, ohne die Oberfläche zu erreichen. Bei der viviparen *Helix studeriana* beschreibt Viguier ein embryonales Organ, das wohl nur auf die Podocyste bezogen werden kann. Es kommt als große Blase vom Fuß, mit dem sie indes durch einen spiralig gedrehten Stiel verbunden ist. Es scheint nach der Beschreibung, als ob die Blase, bei minimaler

Eischale, mit der Wand der Uterusaussackung verbunden wäre. Die Spiraldrehung des Stieles könnte dann wohl Folge von der Rotation des Embryos sein, die zunächst noch nach der Placentabildung anhalten mochte. Die Sache bedarf genauerer Aufklärung (vgl. S. 669).

Die naheliegende Vermutung, daß die Ausbildung der Schwanzblase im umgekehrten Verhältnisse stehe zur Entwicklung des Velums, dessen Wimperspiel für die Respiration genügen könnte, wird namentlich unterstützt durch Oncidium, vielleicht auch durch die Basommatophoren. Doch reichen zur schärferen Begründung die Kenntnisse der Stylommatophorenentwicklung noch nicht aus.

Die Rückbildung der Podocyste gegen das Ende des Embryonallebens wollen Sarasins mit dem Verbrauch des Eiweißes in Zusammenhang bringen, wodurch der Luft die Diffusion durch die Eischale erleichtert würde. Die entstehende Lungenhöhle könnte dann mit anderen Hautteilen, etwa den aus- und eingestülpten Tentakeln bei der Ackerschnecke (O. Schmidt) die Atmung übernehmen.*)

An den beobachteten Formen mag der Hergang so sein. Es ist keine darunter, die eine Schwanzdrüse hat, außer *Arion* mit der flachen Andeutung. Von *Microcystis myops* aber gibt Semper an, daß die Embryonen eine Nacken- und Schwanzblase haben, daß jedoch von der Schwanzdrüse noch nichts zu sehen ist, „diese sich also erst später umbilden muß“ (Reise, S. 44). Ich habe umgekehrt aus der vollkommen gleichen Lage beider Organe den Schluß gezogen (l. c.), daß die Schwanzdrüse aus der Podocyste hervorgeht, entweder durch einfache Abflachung wie bei den Arioniden (entsprechend der noch vorhandenen postembryonalen Abflachung der Cephalocyste von Geomalacus s. o.), oder durch Einstülpung. Auf den weiteren Schluß, daß beide Organe auf ein Proctodaeum zurückgehen, kommen wir zurück.

Im Anschluß an diese pulsierenden Larvenorgane könnte noch das Larvenherz erwähnt werden, das Fol von *Helix* beschrieb. Ich reihe es an das Herz an (s. u.).

3. Die Urnieren (XLII. 4—13).

Sie fielen schon den älteren Beobachtern auf, O. Schmidt, Gegenbaur usw.

Gemeinsam soll, wenn wir den umfassendsten Untersuchungen Meisenheimers von ganz verschiedenen Vertretern der Basommatophoren und Stylommatophoren, — *Ancylus*, *Physa*, *Planorbis*, *Limnaea* — *Succinea*, *Limax*, *Helix*, *Arion* — folgen, allen Pulmonaten jederseits ein geknicktes Rohr sein, dessen blindes Ende vorn etwa zwischen Sinnesplatten und

*) Ähnlich beschreibt Semper von der philippinischen *Paludina costata*, deren Embryonen keine Podocyste haben, das abwechselnde pulsierende Spiel der Tentakel.

Eine philippinische *Vitrina*, vermutlich ein Helicarion, läßt nach demselben Autor außer der Podocyste noch verschiedene Teile des Fußes pulsieren.

Eiweißsack liegt, und das am Mantel nach außen mündet, ebenso die Wimperflammen, die vom Blindende in das Rohr hineinschlagen, d. h. also die Übereinstimmung mit dem Excretionsorgan der Plattwürmer, speziell der Turbellarien. Doch ist die zweite Behauptung nicht unbestritten, wenigstens geben Jourdain, de Meuron, Sarasins für *Limax* und *Helix*, die letztgenannten für *H. Waltoni*, eine innere Öffnung an nach der primären Leibeshöhle zu, und selbst Meisenheimer läßt das Rohr sich vorübergehend, wenn auch nur für kurze Zeit, nach innen zu öffnen, daher Sarasins die Urnieren der Stylommatophoren mit den Segmentalorganen oder Schleifenkanälen der Anneliden homologisieren. Doch ist gerade die betreffende Figur bei Sarasins, auf die schließlich das meiste ankommt, wenig beweisend (Taf. VII, Fig. 9), da sie einen Schlußkontour gegen das Haemocoel zeichnen und die Wimperflammen in der Tat, wie es scheint, auch von Zellen, die zu einer dünnen Membran zusammengedrückt sind, ausgehen können (s. u.). Es scheint daher die Beziehung zu den Plathelminthen allgemeine Geltung zu haben, wie auch Pelseneer*) neuerdings die Wimperflammen als charakteristisches Merkmal der Pulmonatenurniere betrachtet. Bei *Arion* liegt, worauf Heyder aufmerksam macht, die linke Urniere weiter nach hinten als die rechte, da die Mantelhöhle, in welche die Urniere mündet, rechts durch die Anlage der Pallialorgane stärker entwickelt ist. Für andere Formen fehlt wohl ein entsprechender Nachweis.

Unterschiede betreffen die Anzahl der Zellen, aus denen sich das Organ zusammensetzt, und die sich bei den Basommatophoren auf vier beschränkt, bei den Stylommatophoren aber weit größer wird, die Form und Durchbohrung des Schlauchs und die Beteiligung seiner verschiedenen Abschnitte an der Sekretion, endlich die Ableitung aus dem Ecto- oder Entoderm, — zunächst die letztere.

Entstehung bei den Basommatophoren.

Fol und Wolfsohn wollten das Organ aus dem Ectoderm herleiten. Rabl behauptete bei *Planorbis* rein mesodermalen Ursprung, im Anschluß daran Holmes, während Meisenheimer, von den Stylommatophoren ausgehend, wieder an ectodermale Ableitung dachte. Demgegenüber steht nun die gründliche Untersuchung von Wierzejski, die mit aller Bestimmtheit die Zellfolge des primären Mesoderms $4d$ bis zur Entstehung der Nephroblasten N klarlegt (s. o.), ungefähr zur Zeit der eben beginnenden Gastrulation. Diese Macromere N teilt sich jederseits äqual wieder in zwei gleich große Zellen, die anfangs in derselben Ebene liegen, nach vollkommener Durchtrennung rückt die hintere in eine tiefere Lage, sie wird zur späteren Riesenzelle, d. h. zur Hauptexkretionszelle. Aus der vorderen, höher gelegenen geht der innere, blinde Schenkel hervor, ohne daß indes über die einzelnen Vorgänge volle Klarheit zu gewinnen

*) Pelseneer, Recherches sur l'embryologie des Gastropodes. Bruxelles 1911.

war. Zunächst zwar teilt sich diese Zelle N_2 inäqual, so daß der kleinere Abkömmling nach der Riesenzelle zu gerichtet ist; und die Annahme liegt auf der Hand, daß die größere Zelle zur Wimperzelle, die kleinere aber zur Zwischenzelle zwischen ihr und der Riesenzelle wird. Aber gerade hier treten erschwerende Umstände ein, welche klare Beobachtung verhindern. Zusammenpressung von seiten des wachsenden Entoderms auf der inneren und des Ectoderms auf der äußeren Seite, namentlich aber Herantreten kleinerer Mesodermelemente, von denen sich nicht durchweg ausmachen läßt, ob sie teilweise den Micromeren des primären Mesoderms, oder dem sekundären entstammen. Zeitweilig wird der innere Kanal, proximal von der Riesenzelle, nicht nur aus zwei, sondern aus drei Zellen gebildet, von denen eine wieder eliminiert werden müßte. Immerhin ist, trotzdem völlige Klarheit nicht zu gewinnen war, an der mesodermalen Natur aller dieser Zellen nicht zu zweifeln. Auch für die vierte Zelle, die, distal von der Riesenzelle, den Ausführungsgang bildet, glaubt Wierzejski mesodermalen Ursprung annehmen zu müssen. Wir erhalten also einen aus vier Zellen gebildeten Strang, der durch intracellulare Durchbohrung der drei distalen Zellen zum Schlauch wird.

Entstehung bei den Stylommatophoren.

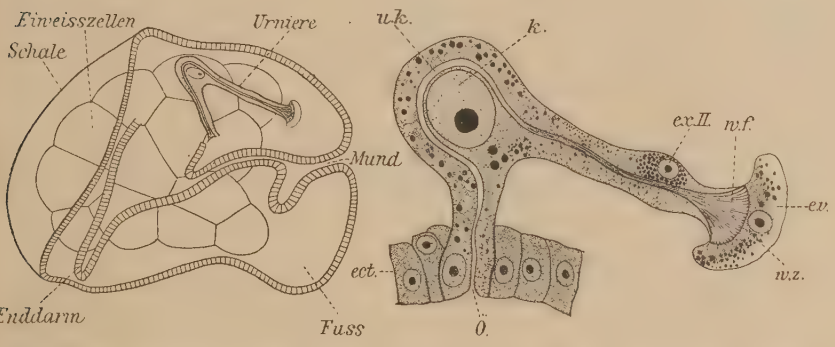
Hier beginnt die Anlage deutlich mit der Einstülpung eines ectodermalen Blindsäckchens, an der Stelle der künftigen Mündung jederseits in der Mantelgegend. Der vielzellige Schlauch verlängert sich nach vorn und oben und biegt dann um, um in der Gegend der Scheitelplatte im Innern zu enden. Er verändert seinen Lauf verschiedentlich, indem sich zwischen die beiden Schenkel, die dann einander parallel ziehen, ein mehr horizontales Stück einschaltet, Schleifen werden wohl gebildet u. dergl. Schließlich lösen sich am geschlossenen Blindende einzelne Epithelzellen unter amöboiden Bewegungen aus dem Verbande los, um sich dann, das Ende erweiternd, wieder zusammenzuschließen, mindestens zwei, meist mehr. Während dieses Vorganges soll sich der Schlauch für kurze Zeit durch eine enge Öffnung mit der Leibeshöhle verbinden. Gleichzeitig sollen mesodermale Elemente herantreten, von ähnlicher Form, wie die amöboiden Epithel- oder Ectodermzellen, doch durch ihr histologisches Aussehen kenntlich. Treten hier nicht ähnliche Schwierigkeiten auf wie bei *Physa*? Ist eine Beteiligung dieser mesodermalen Elemente am Blindende völlig ausgeschlossen? Hier ist wohl die Stelle, wo Meisenheimers und Wierzejskis Untersuchungen noch einen offenen Punkt lassen. Jedenfalls werden die amöboiden Zellen schließlich zu Wimperzellen, deren Wimperflammen gemeinsam in den Schlauch hineinschlagen.

Form der Urniere bei den Basommatophoren.

Die Differenzen der untersuchten Gattungen sind nicht eben groß. Am einfachsten verhält sich *Ancylus*. Beim Embryo bilden nach Meisenheimer zuerst die beiden äußeren Zellen, die Ausführungs- und die

Riesenzelle, einen Strang nach innen, beide, zumal die zweite, beträchtlich größer als die Ectodermzellen; nachher wird der Strang noch um zwei Zellen nach innen vermehrt, in gerader Linie. Auch das funktionierende Organ ist noch ziemlich gestreckt, indem nur die vergrößerte Riesenzelle durch Vorwölbung und Verdrängung des intracellularen Lumens eine Biegung bewirkt. Die distale ausführende Zelle bezeugt durch ihre Excretkörner ihre Beteiligung an der Exkretion, die in erster Linie der Riesenzelle und der dritten Zelle obliegt. In der dritten liegt der Kern stets auf der entgegengesetzten Seite als in der Riesenzelle, wo er sich gegen den Kanal vordrängt. Die dritte Zelle läuft nach oben

Fig. 225.



Links *Planorbis*-Embryo (nach Rabl). Rechts Schema der Urniere der Basammatophoren. *ect.* Ectoderm. *e.v.* Endvacuole. *ex.II.* Kleinere Excretionszelle. *k.* Kern der Riesenzelle. *Ö.* Äußere Öffnung. *u.k.* Urnierenkanal. *w.f.* Wimperflamme. *w.z.* Wimperzelle. Nach Meisenheimer.

mit trichterförmigem Lumen in einen feinen Saum aus, der durch die kappen- oder halbmondförmige vierte Zelle geschlossen wird. Sie trägt in der konvexen Hälfte eine Endvacuole, in die sich der Kern eindrückt, auf der konexven sitzt die sehr lange Wimperflamme.

Bei *Planorbis, Physa* und *Limnaea* liegt die Hauptänderung in der stärkeren Knickung, die durch Vergrößerung der Riesenzelle mit ihrem großen Nucleus und Nucleolus bedingt wird. Entsprechend bildet der Kanal in ihr eine Schlinge. Auf Querschnitten zeigt er eine cuticulare Auskleidung, an der sich sogar Stäbchenstruktur erkennen läßt. Die dritte Zelle nimmt an Umfang ab.

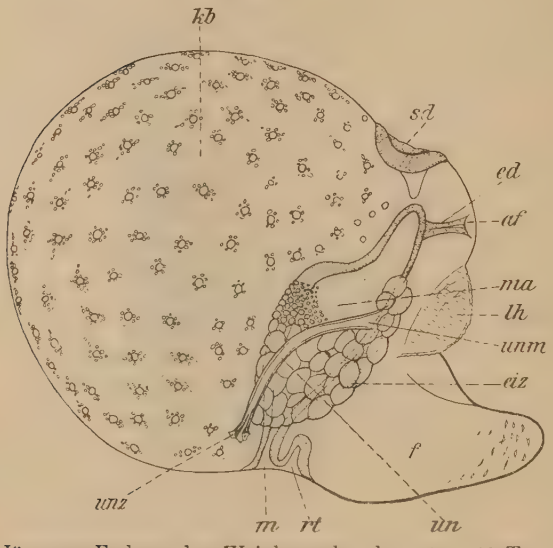
Eigenartig ist die Wimperzelle bei *Physa* nach Wierzejski. Denn sie trägt auf ihrer konkaven Seite nicht nur die Wimperflamme innerhalb des Kanals, sondern daneben noch außerhalb mehr vereinzelte Cilien, die in die Leibeshöhle schlagen. Die konvexe Seite ist von Mesodermzellen überdeckt.

Form der Urniere bei den Stylommatophoren.

Folgen wir wieder der systematischen Untersuchung Meisenheimers.

Bei *Succinea* ist der Schlauch gebogen und liegt eingeengt zwischen Eiweißsack und Ectoderm, da hier eine Kopfblase fehlt. Der ganze Schlauch ist mit einem kubischen Epithel ausgekleidet, das in ganzer Länge durch excretorische Vacuolen ausgezeichnet ist, also keine Differenzierung eines besonderen Ausführganges. Das Blindende wird durch zwei Wimperzellen gebildet, die durch eine feine Membran untereinander und mit dem Schlauch verbunden sind. Sie sind von derselben Größe wie die kubischen Epithelzellen und liegen symmetrisch in einer Sagittalebene. Auch sie haben die typische Endvacuole der Basommatophoren.

Fig. 226.



Jüngerer Embryo der Weinbergschnecke, etwa 10 Tage alt. *af* After. *ed* Enddarm. *eix* Eiweißzellen des Magens. *f* Fuß. *kb* Kopfblase. *lh* Larvenherz. *m* Mund. *ma* Magen. *rt* Radulatasche. *sd* Schalendrüse. *un* Urniere. *unm* deren Mündung nach außen. *unx* deren innere Wimperzellen. Nach Fol aus Meisenheimer.

Bei *Helix* (*Chilotrema*) *lapicida* besteht der Schlauch aus drei Schenkeln, die miteinander scharfe Winkel bilden. Die Vacuolen ihres Epithels erreichen die äußere Mündung nicht, bisweilen bleiben sie im mittleren Schenkel zurück. Das Blindende trägt eine Anzahl von Wimperzellen, die durch eine feine Membran zur Kapsel verbunden sind. Ihre Endvacuole ist schon reduziert, noch stärker bei *Helix pomatia*, wo die Wimperzellen noch an Zahl zunehmen. Der mittlere und äußere Schenkel tragen abgeplattetes Epithel mit nur spärlichen Vacuolen.

Weniger weit geht die Differenzierung bei *Limax agrestis*, das Epithel ist gleichmäßiger, die Endvacuolen sind weniger reduziert. Gemein ist ihm mit der Weinbergschnecke das unregelmäßige Lumen des Kanals, das zu Ausbuchtungen und Blindsäcken führen kann, wie sie schon Gegenbaur beschrieb. Am weitesten geht die Differenzierung bei *Limax maximus*. Der äußere Schenkel hat hohes Zylinder-, der mittlere abgeplattetes und nur der innere typisch excretorisches Epithel, der Wimperzelle fehlt die Endvacuole; nur vereinzelte Excretkörner (Harnsäure?) deuten noch auf die excretorische Tätigkeit. Bei *Arion empiricorum* endlich besteht der Schlauch nur aus zwei Schenkeln, die in spitzen Winkeln

Erklärung von Tafel XXXVIII.

Bildung der Zeugungsstoffe.

Fig.

1. Laich von *Siphonaria lepida*, nat. Gr.
2. Drei Eier daraus, vergr. *e* Eier.
3. In Degeneration begriffene Eizelle von *Succinea putris*, welche Spermatozoen (links) und Spermatiden (rechts) als Nährzelle dient.
   Die übrigen Figuren gehören zu *Arianta arbustorum*.
4. In Degeneration begriffene Eizelle, in welche Leucocyten (Amoebocyten) und Spermatocyten (unten rechts) als Phagocyten eingedrungen sind.

5—10. Primäre Spermatocyten.

5. Mit leptotenem Nucleus.
6. Mit pachytenem Nucleus.
7. Im Buketstadium.
8. Mit Spirem im Kern und Nebenkern im Cytoplasma.
9. Mit beginnender Chromosomenbildung und Nebenkern.
10. In der Metaphase.

11—20. Spermatiden.

11. Mit Endfaden.
12. Ebenso, etwas später. Der Endfaden dringt ins Cytoplasma ein.
13. Mit ringförmig austretendem Zellsaft, „Saturnring".

14 und 15. Verlängerte Spermatiden.

16. Vorderende einer Spermatide.
17. Ein solches mit Perforatorium.
18. Nahezu reife Spermatide.
19. Voderende einer Spermatide.
20. Vorderende eines Spermatozoons.

Fig. 1 und 2 nach **Fujita**, 3—20 nach **Soós**.

C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Erklärung von Tafel XXXIX.

Reife und nahezu reife Spermatozoen.

Fig.

1—5. Spermatozoen von *Ancylus lacustris.*

1. Ganzes Spermium.
2. Vordere Hälfte.
3. Kopfstück, etwas gequollen.
4. Unreifes Spermium.
5. Vorderende eines noch jüngeren Stückes.

6 und 7. *Planorbis corneus.*

6. Vordere Hälfte.
7. Dieselbe mit maceriertem Verbindungsstück.

8—10. *Limnaea stagnalis.*

8. Vordere Hälfte.
9. Das Vorderende, etwas gequollen.
10. Ende des Verbindungsstückes mit Endgeißel.
11. Vorderende eines Spermiums von *Physa.*

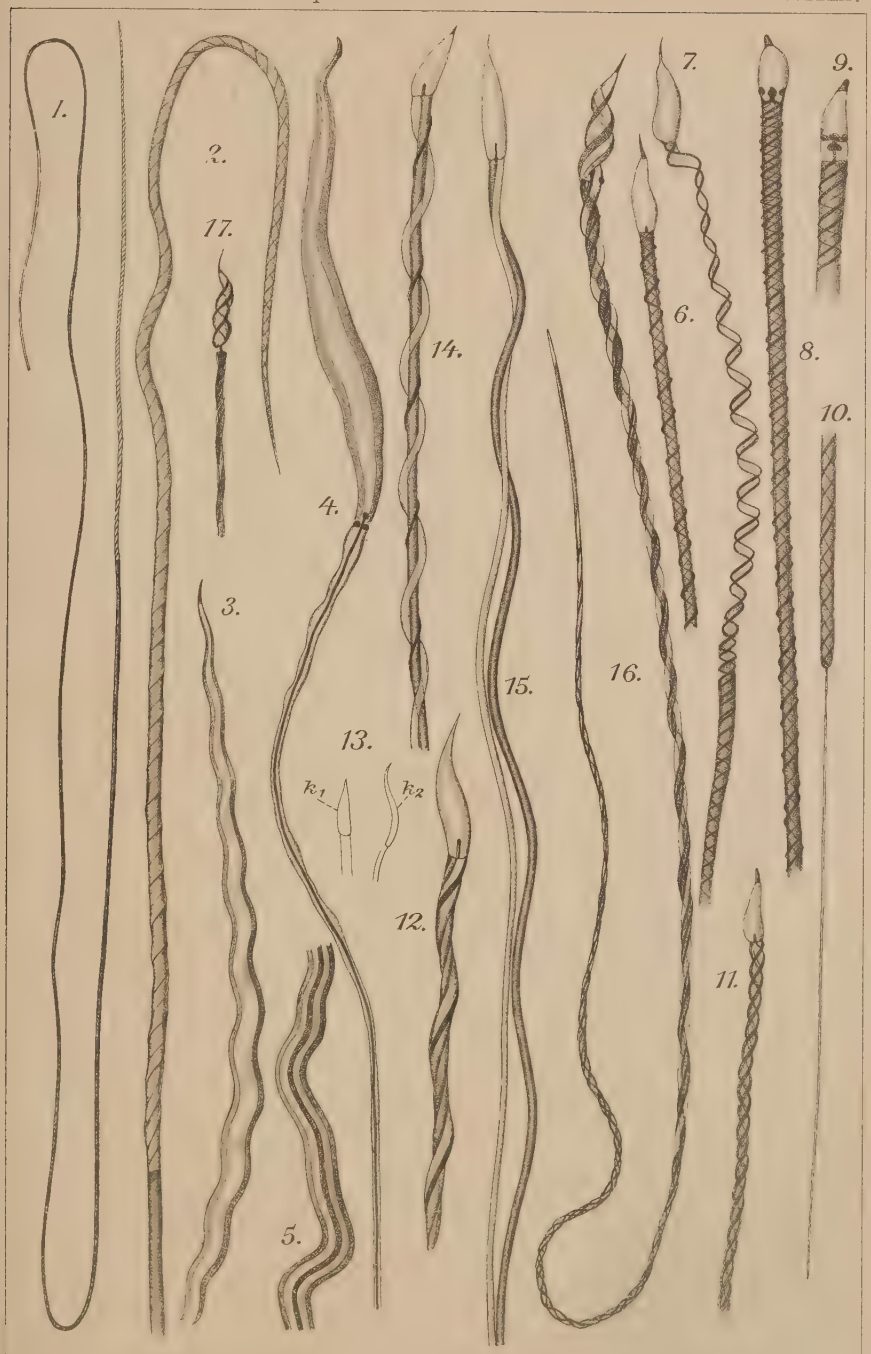
12 und 13. Vorderende der Spermien von *Succinea putris.*

12. Normales Spermium.
13. Köpfe der beiden Formen von Spermien, k_1 des gewöhnlichen, k_2 des längeren.
14. Vorderende des Spermiums von einem *Bulimus* (*Buliminus?*).
15. Vordere Hälfte des Spermiums von *Helix,* maceriert.

16 und 17. *Limax agrestis.*

16. Ganzes Spermium.
17. Vorderende.

Nach Retzius und Fig. 13 nach Rieper.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel XL.

Ontogenese.

Furchungsstadien von Physa fontinalis.

Violett: primäres, rot: secundäres Mesoderm.

Fig.

1. Teilung in vier Blastomeren, vom animalen Pol aus gesehen. Polare Knickung der ersten Furche.

2 und 3. 4-Zellenstadium.

2. Vom animalen Pol aus gesehen. Ausbildung der Polarfurchen.
3. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pol aus. Übergang ins Ruhestadium. Lage des Zwischenkörpers. *ect* Ectosomen.
4. Übergangsphase zum Achtzellenstadium. Die Spiraldrehung ist noch stark ausgeprägt. Ectosomen am vegetativen Pole.
5. Achtzellenstadium, in welchem ausnahmsweise alle acht Blastomeren gleichzeitig in Teilung begriffen sind, von der Seite.

6 und 7. 33-Zellenstadium.

6. Vom animalen Pole aus. Das erste Quartett ist in Teilung begriffen.
7. Dasselbe Stadium von der vegetativen Seite. Die eine der beiden Zellen des secundären Mesoderms in Teilung.

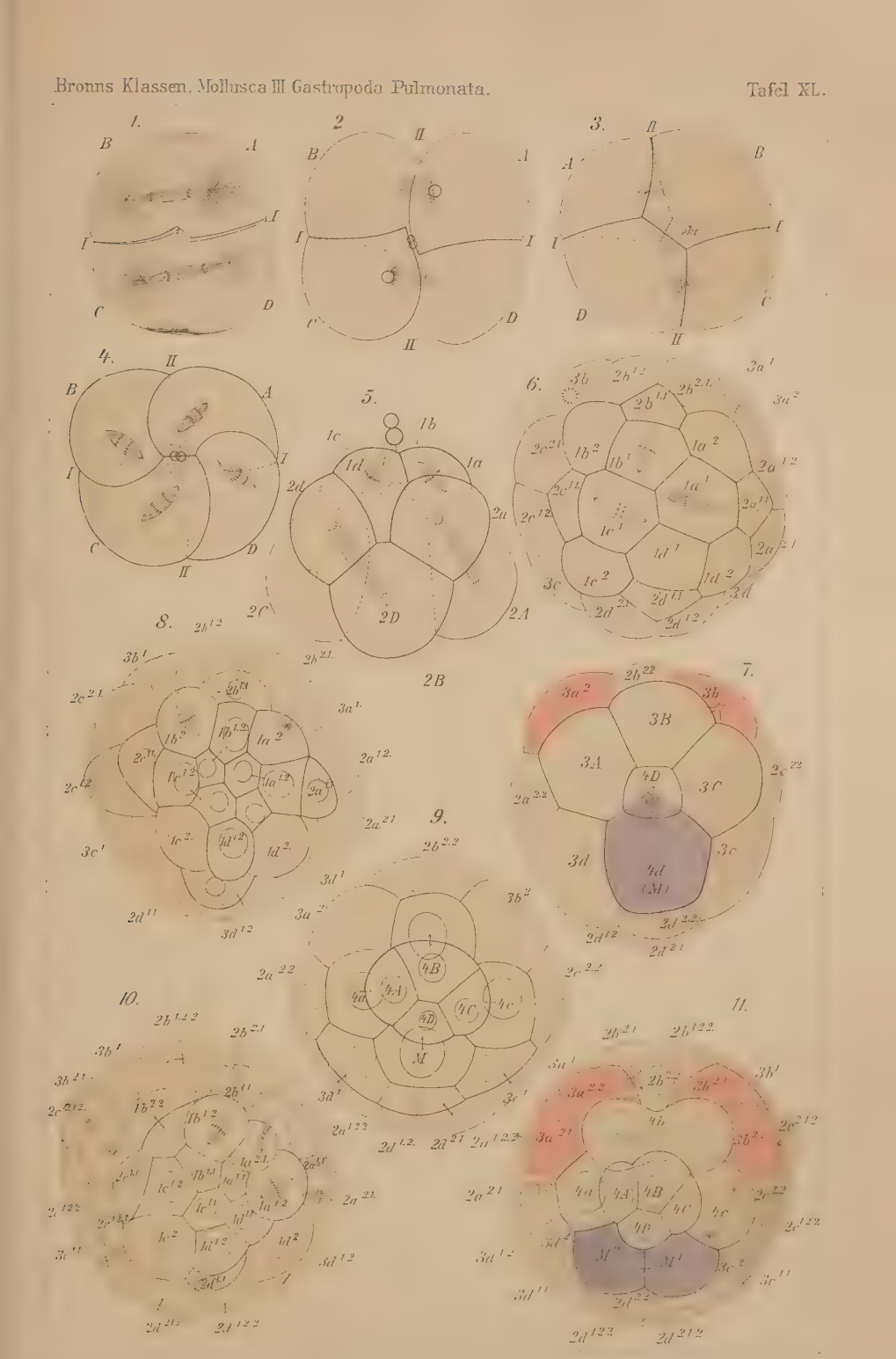
8 und 9. 44-Zellenstadium.

8. Vom animalen Pol. Die vorderen Trochoblasten ($1a^2$, $1b^2$) in Teilung begriffen.
9. Vom vegetativen Pole aus. Symmetrische Anordnung der Macromeren zur Polarrosette.

10 und 11. 57-Zellenstadium.

10. Vom animalen Pole aus. Teilungen im ersten und zweiten Quartett.
11. Vom vegetativen Pole aus. Erste Teilung des vierten Quartetts.

Nach Wierzejski.



C.F Winter'sche Verlagshandlung Leipzig.

Lith Anst v E.A Funke Leipzig

zusammenstoßen. Die Excretvacuolen lassen nur den äußersten Teil frei, die Endvacuolen sind gut ausgeprägt.

Schließlich möchte noch auf das gleichzeitige Schwinden von Urniere und Kopfblase hinzuweisen sein. Die Nachbarschaft deutet, wie bei Lunge und Niere, die physiologische Zusammengehörigkeit an; die Harnsäurekonkremente scheinen irgendwelche Abfallprodukte des Atemprozesses zu sein. So wird die respiratorische Funktion der Kopfblase und des entsprechenden Velarfeldes von *Oncidiella* gestützt, selbst bei *Succinea*, wo doch, bei mangelnder Blase, das Ectoderm abgeflacht ist.

4. Die Nuchalzellen (XLII. 1. 2).

Die charakteristischen, von Lereboullet 1862 entdeckten Zellen in der Nackengegend, „cellules nuchales" Fol, sind wiederholt wieder beobachtet und beschrieben worden. Fol untersucht sie bei *Ancylus*, *Limnaea* und *Planorbis*. Er bleibt, nach den Differenzen zwischen Text und Tafelerklärung, im Zweifel, ob sie zum Ectoderm oder zum Mesoderm gehören, ebenso was ihr schließliches Schicksal und ihre Bedeutung ist, Reste eines rudimentären Organs oder dergl. Sonst scheinen sie lediglich bei Prosobranchien gesehen zu sein (s. diese). Wierzejski hat sie etwas genauer bei *Physa* verfolgt. Hier treten sie bereits auf, wenn die Radula kaum angedeutet ist, als zwei Zellreihen an den dorsalen Rändern der Scheitelplatten, wo sie gegen die Medianlinie ziehen, um sich in ihr zu vereinigen. Von den benachbarten Mesodermzellen unterscheiden sie sich durch ihre Größe und Struktur. Ihre Entfaltung und schließliche Rückbildung geht parallel mit der der Urniere, die sie in einem Bogen verbinden. Große Vacuolen mit glänzenden Körnern sollen vielleicht eine excretorische Tätigkeit andeuten, verwandt mit der der Urnieren. Doch ist die Übereinstimmung nicht übermäßig scharf. Sie entstammen sicher dem Mesoderm. Es scheint, daß sie später durch Phagocytose abgebaut werden, indem sich kleine Mesodermzellen an sie anlegen. Aber es bleibt unsicher, ob der Prozeß zu ihrer völligen Vernichtung führt.

Man irrt wohl nicht, wenn man ihre Deutung in einer besonderen und ganz bestimmten Richtung sucht. Die Beschreibung und Lage paßt am besten zu den Phyllaciten, welche André bei *Hyalina* entdeckt hat, (Taf. IX), große Zellen, die aus dem Innern durchbrechen, mit einer großeu Vacuole und glänzenden Körnern, die sich dann eigenartig umbilden. Sollte sich die Vermutung bestätigen, woran ich kaum zweifle, so läge der Ursprung wieder bei einem primitiven Stylommatophoren, um dessen Ontogenie sich leider bisher niemand gekümmert zu haben scheint.

5. Die Schale der Soleoliferen.

Es ist sicher, daß die Schale der Vaginuliden und Oncidiiden ein rein embryonales Organ ist, das nachher, und zwar bei den ersteren be-

stimmt schon im Ei, abgeworfen wird. Wir besprechen sie indes naturgemäß bei der folgenden Gruppe.

b) Die bleibenden Organe.

So übereinstimmend die ganze Anlage erscheint, wenn man von Kopf- und Schwanzblase absieht, übereinstimmend sowohl untereinander als mit den Prosobranchien, so viel Schwierigkeiten und Unklarheiten ergeben sich bei der Betrachtung des Einzelnen, namentlich bei den Stylommatophoren, bei der Schale, beim Darm, beim Fuß usw.

1. Die Schale.

Durchweg scheint die erste Anlage der Schale, mit der nach Fol die Asymmetrie beginnen soll, mit einer kleinen dorsalen Einsenkung, der Schalendrüse, verknüpft. Soweit würde mithin Übereinstimmung mit den Prosobranchien oder schlechtweg mit den übrigen Mollusken herrschen. Von da aber gehen die Wege auseinander.

Soleoliferen. Von den Soleoliferen, die durchweg und allein nachher schalenlos sind, wird dieser Zustand am frühesten erreicht bei *Vaginula*, wo auch die Schalendrüse am flachsten zu bleiben scheint. Sarasins sahen dann das Mantel- oder Rückenfeld von einem Cuticularhäutchen bedeckt, das ohne Kalk bleibt. Es wird bald von den nach dem Rücken zu sich ausdehnenden Mantelrändern abgehoben und geht verloren. Hier kommt es also weder zu Kalkablagerung, noch zu Aufwindung (s. S. 709 Textfig. 227).

Von den Oncidiiden bringt es die *Oncidiella celtica* nach Joyeux-Laffuie zu einer etwa kugligen, schwach asymmetrischen Schale von ungefähr einem Umgang (S. 697 Textfig. 220). Sie wird dann gleichfalls abgeworfen.

Basommatophoren.

Der normalen Schalenbildung ohne Heterostrophie oder dergl. entspricht, soweit bekannt, eine direkte Entwicklung des Schälchens, das man einfach an das der Oncidien anreihen kann, wenn man es bleiben und weiterwachsen läßt. Schwierigkeiten macht höchstens *Planorbis*, wo man, ähnlich wie bei den erwachsenen, die Windungsrichtung, ob dexio-, ob laeotrop, ohne Kenntnis der Weichteile nicht immer gleich erkennen kann.

Die erste Anlage der Schale ist ein hyalines Häutchen, das sich leicht von seinem Mutterboden ablöst und dann in zahlreiche Falten legt (Rabl), genau wie die Schale der erwachsenen Ostracolethe.

Über postembryonale abweichende Weiterbildung sind wir nur z. T. unterrichtet, beim Septum von *Ancylus-Gundlachia* etwa, nicht dagegen über die verschiedene Verschlußbildung innerhalb der Schale von *Segmentina*. Diese Anpassungen scheinen noch nicht bis ins Embryonalleben hinauf verschoben zu sein.

Von besonderer Bedeutung müßte die noch ausstehende Untersuchung von *Amphipeplea* aus, nämlich die Entscheidung, ob die Umhüllung durch den Mantel erst während des Lebens eintritt oder bereits während der Embryonalentwicklung, wie bei der nächsten Gruppe.

Lissopode Stylommatophoren.

Die auffälligste Tatsache ist vielleicht die von F. Schmidt festgestellte, an Gegenbaurs Beobachtungen anknüpfende, daß die Schalendrüse mit der Schale vom Mantel überwachsen und zu einer Schalentasche geschlossen wird, nach Art der Nacktschnecken also. Leider fehlt uns noch viel zu einer systematischen Übersicht, wir kennen die Entwicklung nicht von den einfachen Formen des Systems, Achatinen, Pupen, den Endodontiden, Vitrinen, Hyalinen, Testacelliden, Glandiniden u. a. Aber es scheint doch schon jetzt, als ob ein Nacktschnecken-, ein Limacidenstadium den Gehäuseschnecken vorausgegangen wäre, etwa in der Form von *Ostracolethe*, wo ein echter Eingeweidebruchsack von Schale und Mantel eingehüllt ist.

Zunächst beschrieb Gegenbaur die Schale von *Clausilia similis* so, daß sie, bereits aufgewunden, noch vollständig von einer Epithelschicht bedeckt ist. Auch bei *Helix* sah er sie vom Mantel überzogen. Meisenheimer verfolgt den Hergang bei *Limax* genauer (XLIII 2—5). Die Schale wird überwachsen, die Tasche schließt sich, das Epithel ihres inneren Daches flacht sich ab und legt sich eng an das äußere, gewöhnliche Mantelepithel an, bis sich Mesodermgewebe dazwischen schiebt; kurz wir erhalten die Verhältnisse der erwachsenen Schnecke. Freilich bleibt dabei ungewiß, ob noch am Hinterende ein medianer Schalengang sich erhält, wie ihn Täuber entdeckte. Dazu müßte Sicherheit gegeben sein, daß die Figuren auch strengen Medianschnitten entsprächen. Die Wahrscheinlichkeit, so weit sie sich auf die Morphologie der erwachsenen gründet, spricht dafür, daß ein vollständiger Abschluß der Schalentasche nur bei den Janelliden erreicht wird. Ebenso unsicher ist der Hergang bei den beschalten Formen wie *Clausilia*, d. h. die Frage, ob das Zurücktreten der äußeren Hülle, also die Freilegung der anfangs eingeschlossenen Schale, von einem bleibenden Porus ausgeht oder nicht. Die beste Parallele zu den Vorgängen bieten wohl die Urocycliden mit ihrem bisweilen kaum bemerkbaren, bisweilen weit offenen Mantelporus in allen Übergängen, nächstdem etwa die Parmariongruppe.

Die moderne Betonung abweichender Strukturen am Apex, die man allgemein auf das Embryonalleben zurückführt (s. o.) und für die Beurteilung des Verwandtschaftsgrades für besonders wichtig hält, ist doch nur an der Untersuchung der vollendeten Schalen gereift. Der ontogenetische Beweis steht noch aus, so gut wie bei Mündungsverschlüssen auf jüngeren Stadien, die unter Umständen erhalten bleiben, unter Umständen wieder resorbiert werden.

Es liegt auf der Hand, daß hier äußerst wichtige Grundlagen für das System vorliegen. Wie zu bemerken ist, geht die Schalenbildung durchweg kontinuierlich vor sich, abgesehen von nachherigen stärkeren Erweiterungen wie bei *Parmacella* und *Daudebardia* etwa. Aber die Entwicklung vollzieht sich nirgends in den Sprüngen, wie sie bei Prosobranchien vorkommen, wo ein endogastrisches und exogastrisches Stadium durch plötzliche Drehung der Schale sich ablösen.

Die ursprünglichste Form ist die von *Vaginula*, sie liegt auf dem Lande. Die nächstdem einfachsten Schalen, aufgewunden und durchweg unbedeckt, sind ins Wasser geraten, Basommatophoren und Oncidiiden, der nächste Schritt auf dem Lande führt, soweit die Untersuchungen reichen, zur Überdeckung der Schale, zur Nacktschneckenbildung. Damit werden Formen mit aufgewundener oder kugeliger innerer Schale, wie *Ostracolethe*, *Parmacella*, die Parmarioniden, besonders altertümliche, am weitesten geht der Prozeß bei den Janelliden, wo die Schalentasche sich völlig abschließt, Boden und Decke verwachsen und die Schalenreste abkapseln. Von hier aus scheint ein Zweig durch Umformung der Schale an die flache Spaltform der Schalentasche zu den Nacktschnecken im gewöhnlichen Sinne überzuleiten, ein anderer durch sekundäre Befreiung der gewundenen Schale zu den Gehäuseschnecken. *Amphipeplea* würde einen Einwanderer im Süßwasser darstellen, der vermutlich bis zur Überwachsung der Schale auf dem Lande gediehen ist.

Diese Betrachtungen gelten selbstverständlich unter den beschalten Formen nur für die, deren Ontogenese bekannt ist. Weitere Bemerkungen s. am Schluß der Genitalorgane.

2. Der Spindelmuskel.

Der Columellaris ist am genauesten beschrieben bei *Oncidiella*, d. h. merkwürdigerweise gerade von der Form, bei der er nachträglich wieder verschwindet, wenigstens als Schalenmuskel. Joyeux-Laffuie läßt ihn aus einer Gruppe von Mesodermzellen, die sich etwa an die Mitte der Schale anheften, hervorgehen.

Im übrigen wissen wir von seiner Anlage, seiner Verzweigung an den Pharynx, die Tentakel und den Fuß, von seinen wechselnden Beziehungen zu den Copulationsorganen bisher nichts; es scheint durchaus unbekannt, wieweit eine einheitliche Grundlage zur Aufspaltung führt, wieweit umgekehrt gesonderte Elemente verschmelzen, und wie weit einzelne Retraktoren als Reste eines gemeinsamen Systems oder als Sondererwerbungen zu gelten haben. Hier kann vorläufig nur nach der Anatomie geurteilt werden.

3. Das Operculum.

Von der Entwicklung des bleibenden Deckels bei *Amphibola* ist nichts bekannt. Es wird wie bei den Prosobranchien entstehen.

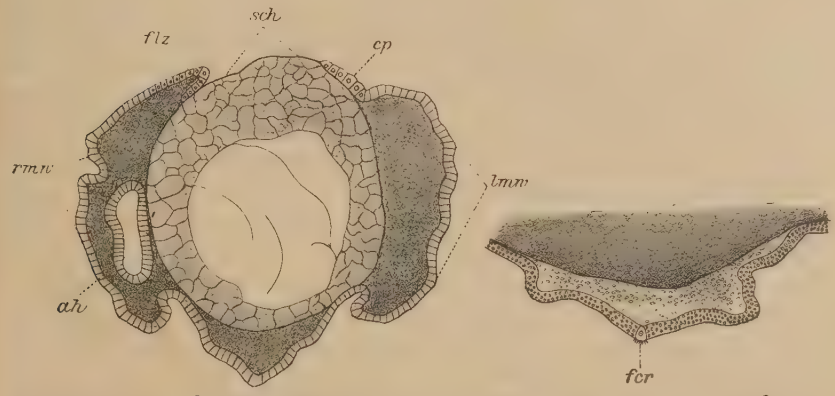
Das einzige Pulmonat, das ein embryonales Operculum beim Ausschlüpfen abwirft, ist demnach *Parmacella*.

Höchst auffällig ist, daß *Oncidiella*, die ihre Embryonalschale abwirft, keinen Deckel anlegt. Danach sind die Soleoliferen die einzigen Gastropoden, welche die Jugendschale verlieren und völlig nackt werden, ohne zugleich ein Operculum anzulegen.

4. Der Fuß.

Der Fuß legt sich zunächst als Höcker unter dem Munde an, nach F. Schmidt durch Zusammenschluß zweier Seitenvorsprünge. Sie sind bei *Succinea* zuerst durch eine mittlere Furche geschieden, die durch den spaltförmigen Urmund bedingt scheint. Doch kommen auch Abweichungen vor, wo sich der Höcker gleich als breite Scheibe quer herüber anlegt,

Fig. 227.



Vaginula boviceps, Querschnitte links durch die Mitte, rechts durch den Fuß eines Embryos. *ah* Kloake (Atemhöhle?). *ep* Epithel. *fer* Fußcrista. *flz* Schalenfalz. *lmw* linker, *rmw* rechter Mantelwulst. *sch* Schale. Nach P. und F. Sarasin.

oder den noch verlängerten Blastoporus hufeisenartig umfaßt. Von hier schreitet die Entwicklung nach hinten, die zur Podocyste führt. Rabl beschreibt auch bei dem Basommatophoren *Planorbis*, daß der Fuß mit seinen Schwellungen sich nach hinten verlängert. Für *Vaginula* geben Sarasins an, daß er bei seiner Verlängerung eine mittlere Wimperleiste trägt, die sich auf die mediane Zellenreihe beschränkt. Vorn erweitert sie sich zu einem dreieckigen Kissen unter dem Munde, das über und über mit Cilien bedeckt ist. Hier liegt auch zeitlich der Anfang, denn das Kissen geht auf jenen Flimmerwulst zurück, der schon früher im unteren Umfange der Mundöffnung auftaucht (s. o. unter Velum). Querriefen machen sich bald bemerklich als Beginn der Soleolae.

Der wimpernde Fuß der Basommatophoren wird, nachdem er sich einheitlich angelegt hat, nachträglich zweilappig, wie zuerst Ray Lankester beschrieb, und Fol bestätigte. Die Mitte sinkt ein. Ray Lankester wollte daraus die Flossen der Pteropoden ableiten. Übrigens

zeigt sich weiter hinten eine wimpernde Längsleiste, die vor dem After aufhört, ähnlich wie bei *Vaginula*. Die Lappenbildung bei *Ancylus* fehlt.

Der Mittelleiste von *Vaginula* entspricht wohl eine Bildung des Embryos von *Oncidiella*, bei ihm wimpert die ganze Oberfläche des Fußes, aber die Zellen am Hinterende, ebenfalls in der Mittellinie, haben ein körnchenreiches Protoplasma und längere Cilien. Allerdings sucht Joyeux-Laffuie die Anknüpfung in anderer Richtung, wenn er den Vergleich mit dem Feld sucht, das sonst den Deckel abscheidet.

5. Die Fußdrüse (XLII 3).

Sie entsteht als eine mediane Einstülpung am vorderen Fußrande, nach Joyeux-Laffuie, Meisenheimer, André u. a. Am genauesten hat ihre Entwicklung Brock an der Ackerschnecke verfolgt, unter gleichzeitiger Untersuchung des ausgebildeten Organs, letzteres mit den Flimmerwülsten am Boden, mit hohem Epithel auf diesem und an der Decke, dessen Intercellularräume den Drüsengängen dienen, mit flachem Epithel an den Seiten. Drüsenzellen ringsum, wiewohl die seitlichen ohne Ausführgänge zu sein scheinen und daher vielleicht dem Bindegewebe zuzurechnen sind. Beim Embryo senkt sich die Fußdrüse ziemlich spät ein. Ein Querschnitt zeigt dann bald die Flimmerwülste am Boden, doch noch ohne Cilien; das Epithel ist noch rings ziemlich gleichmäßig kubisch. Unter den Bodenwülsten liegen zwei Haufen großer, dichtgedrängter Zellen, scharf gegen das Mesenchym abgesetzt. Zweifelhaft bleibt es indes noch, ob sie ectodermaler Herkunft sind. Vermutlich entstehen aus ihnen die Drüsenzellen. Beim Ausschlüpfen zeigt der Apparat bereits volle Ausbildung, den funktionellen Ansprüchen gemäß.

6. Der Mantel.

Der Mantelwulst legt sich in üblicher Weise als Verdickung vor der Schale an, er ist natürlich bloß als Mantelrand zu bezeichnen, während der Mantel s. s. vom Boden der Schalendrüse gebildet wird. Ohne hier auf die Pallialorgane einzugehen (s. u.), ist doch wieder darauf hinzuweisen, daß sich der Mantelrand aller oder der meisten lissopoden Stylommatophoren und unter den Basommatophoren der von *Amphipeplea* über die Schale hinwegschlägt und zur Nacktschneckenbildung führt, dauernd oder vorübergehend (s. o.).

Unter den Soleoliferen zieht sich der Mantelwulst von *Vaginula* nach Sarasins bilateral-symmetrisch von vorn bis hinten um die Schale herum. Die medianen Ränder, welche durch ihr Vorrücken gegen den Rücken die Schale abheben, vollführen diese Verschiebung in der Richtung von vorn nach hinten, so daß sie vorn zuerst zusammenstoßen. Ihr Zusammenschluß bildet dann eine mittlere Raphe, die bei den erwachsenen meist noch als medianer hellerer Längsstrich zu erkennen ist.

Diese Linie entspricht dem Rückenkiel der Atopiden.

Bei den Oncidiiden vollzieht sich die Umwandlung naturgemäß erst, wenn die Larve von der schwimmenden zur kriechenden Lebensweise übergeht, d. h. wenn sie, zugleich unter Verlust der Wimpern am Fuß, die Schale abwirft. Dann findet eine schnelle Umwandlung des Mantelepithels statt, die sich namentlich im Vordringen des Pigments bemerklich macht. Gleichzeitig aber führt der Mantel eine Rotation aus, indem der Mantelrand sich in der Richtung des Uhrzeigers nach rechts dreht, als wenn man den Hut auf dem Kopfe entsprechend verschiebt. Diese Rotation führt offenbar die definitive Körperform der Familie herbei, d. h. die Verlagerung des Afters, des Pneumostoms und der Niere an das Hinterende: Detorsion im Sinne Pelseneers.

Von Interesse sind die Angaben über die komplizierten, vielzelligen Manteldrüsen der Soleoliferen. Sarasins zeigen, daß in gleichmäßigen Abständen solche Drüsen im Perinotum eine Reihe bilden, wie man sie gelegentlich noch bei den Erwachsenen der kleinsten Arten findet, z. B. bei *Vaginula minuta*.*) Um den mittleren Ausführgang stehen zahlreiche Phiolenzellen herum. Joyeux-Laffuie glückte es, die Anfangsstadien von Manteldrüsen zu verfolgen, die wohl nur auf die entsprechende Endform bezogen werden können. Hier teilt sich eine große, im Epithel gelegene Zelle in zwei, dann in vier völlig äqual, dann in acht. Von diesen nimmt eine die Mitte ein und wird von den anderen kreisförmig umgeben. Die mittlere senkt sich vermutlich nachher in die Tiefe, so daß der Ausführungsgang entsteht. Das merkwürdigste an dieser auffällig regelmäßigen Bildung scheint mir die vollkommene Übereinstimmung mit der bekannten Entstehung der Chromatophoren bei den Cephalopoden zu sein, die wir Chun verdanken, nur daß bei diesen die centrale Zelle zur Farbzelle, die peripheren zu Muskelzellen werden.

Heyders Angaben über die Bildung des Mantelrandes oder Mantelwulstes von *Arion empiricorum* beanspruchen besondere Beachtung wegen der Zeitangaben. Die Urnieren sind bereits fertig, ja die Lunge hat sich eingestülpt, ehe der Mantelrand als Verdickung hervortritt, zuerst rechts, dann links, dann ringsherum beide Teile verbindend, und zwar zunächst im hinteren Umfange.

7. Nervensystem und Sinneswerkzeuge (XLIV 6—16).

Von Chiline mit der langen Visceralkommissur ist die Entwicklung nicht bekannt. Es kommen mithin bloß Formen in Betracht, bei denen die Cerebralganglien über, die Pedal- und Visceralganglien unter dem Schlunde liegen, letztere durchweg in enger Nachbarschaft. Da zeigt sich nach den gewissenhaften Untersuchungen von Annie Henchman, daß die Ganglien sich als solide Wucherungen jeweils vom Ectoderm ab-

*) Simroth, Beitrag zur Kenntnis der Nacktschnecken Columbiens, zugleich eine Übersicht über die neotropische Nacktschnecken-Fauna überhaupt. In Fuhrmanns Reisewerk Mém. soc. neuchâteloise V. 1913.

spalten, während sie früher vielfach, mindestens teilweise, für mesodermal gehalten wurden. Dazu kommen bei den Cerebralganglien noch die akzessorischen Lappen, die durch Einstülpung vom Ectoderm aus entstehen als Cerebraltuben, ein Umstand, der bei manchen während des ganzen Lebens andauert, wie beim Nervensystem bereits erörtert wurde.

Am eingehendsten sind die Untersuchungen an Stylommatophoren, bei denen allein sämtliche Ganglien auf ihren Ursprung verfolgt wurden, nicht ohne Fehler von F. Schmidt, am gründlichsten bei *Limax maximus* von Annie Henchman, dann nachuntersucht von Meisenheimer. Sie alle kommen zu dem Ergebnis, daß die Ganglien ectodermaler Herkunft sind. Dennoch hegt Wierzejski Zweifel, denn es soll sich bei *Physa* wahrscheinlich das Mesoderm beteiligen. Auf jeden Fall sollen die Scheitelplatten ihre Verdickung zunächst nicht durch eigene Wucherung, sondern durch feste Anlagerung mesodermaler Elemente erhalten, und auch Henchman bemerkt, daß sich die nach innen wuchernden Ectodermzellen oft kaum von den mesodermalen, die nachher die Bindegewebshülle der Ganglien liefern, unterscheiden lassen. Auch die Beteiligung der Cerebraltuben am Aufbau des Hirns läßt Wierzejski bei *Physa* unbestimmt. Die Frage soll übrigens, in Übereinstimmung mit Fols Auffassung, irrelevant sein, solange außer dem eigentlichen Urmesoderm noch ein sekundäres vorkommt.

Die Entstehung von Cerebraltuben und ihre Beteiligung am Nervencentrum wird bestimmt in Abrede gestellt von Joyeux-Laffuie bei *Oncidiella*, allerdings nur nach sorgfältiger Untersuchung des lebenden Embryos. Umgekehrt geben die Vettern Sarasin bereits bei *Vaginula* Cerebraltuben an unter genauer Beschreibung. Sie treten jedenfalls sehr früh im System auf, und man würde sie bereits bei den untersten Formen zu erwarten haben nach der Beschreibung derselben Autoren, wenn man sie als ein Erbteil von den Würmern her betrachtet, aus deren Riechgruben sie hervorgegangen sein sollen.

Diese Beziehung wird sogleich erweitert, wenn Sarasins die Scheitel- oder Sinnesplatten der Stylommatophoren, die sie ihrer häufigen Form wegen auch als Sinnespfannen bezeichnen, zunächst mit dem Velum der Prosobranchien homologisieren, dann aber auch, bei *Helix Waltoni*, von Seitenorganen reden, die sich namentlich in demselben Bezirk finden und die Brücke zu anderen Typen des Tierreichs schlagen sollen. Die Anschauung trifft wohl mit meiner Auffassung zusammen, welche das Velum als ein verkürztes Epipodium nimmt, worauf wir zurückkommen. Die Scheitelplatten liefern nicht nur die Cerebralganglien samt dem Lobus accessorius, sondern ebenso die drei Tentakelpaare. Für die pleuralen und visceralen Ganglien bildet die Furche den Ausgangspunkt, welche beim Limaxembryo seitlich und hinten unter dem Mantel ringsherumgreift und von Henchman als Pleuralfurche bezeichnet wird. Sie verdankt wohl ihre starke Ausprägung der riesigen Nackenblase, welche den

Oberkörper aufbläht und um so schärfer vom Fuß absetzt. Von ihr aus entstehen seitlich wieder die Visceralganglien, davor die beiden Pleuralganglien, im hinteren Umfange dagegen das unpaare Abdominalganglion. Die Pedalganglien gehen aus der Sohle hervor, die buccalen endlich an der Stelle, die sie definitiv einnehmen, zwischen Schlund und Radulatasche, aus dem Stomodaeum, das ja ebenso ectodermaler Natur ist. Mithin entstehen alle Ganglien einzeln für sich, was von Meisenheimer bestätigt wird. Damit ist wohl F. Schmidts Angabe, als bildeten sich Visceral- und Abdominalganglien zusammen am Hinterende als paarig-symmetrische Anlagen, aus denen erst nachträglich durch weitere Gliederung die einzelnen Knoten hervorgehen sollten, widerlegt.

Von Einzelheiten etwa folgendes:

Die Verdickung des Epithels zu einem Ganglion, das sich nachträglich ablöst, bekundet im Epithel so gut wie in der nach innen gerichteten Auftreibung durch reichliche Mitosen eine zusammenhängende Wucherung, aber sie behält gegen die Leibeshöhle keine scharf umschriebene Grenze, sondern der Zellhaufen löst sich gewissermaßen auf, so daß amöboide oder sternförmige Zellen oft nur mit ihren Ausläufern netzartig verbunden erscheinen und die Grenze gegen das ähnlich aufgebaute Mesoderm sich verwischt. Erst nachträglich erfolgt die Absonderung. Möglicherweise soll die Entstehung der Centren, zum mindesten wohl beim Cerebralganglion, nicht von einem indifferenten Ectodermepithel, sondern von allgemein verbreiteten Hautsinnesorganen ausgehen. Diese Organe sind die Sinnesknospen mit einer oder mehreren centralen, birnförmigen Sinneszellen und schmalen Deckzellen, deren Natur, ob nervös oder nicht, nach Meisenheimer zweifelhaft sein soll. Sarasins sprechen bei *Helix Waltoni* von Seitenorganen, nach ihrer vorwiegenden Verbreitung, Meisenheimer findet sie am Körper des Limaxembryos weithin zerstreut, auch am Fuß usw. Beide führen sie auf die von Haller bei niederen Mollusken in der Mundhöhle beschriebenen Geschmacksbecher und auf die ähnlichen Organe an den Epipodialtastern von Rhipidoglossen zurück. Es sind wohl schlechtweg die von Flemming beschriebenen Hautsinnesorgane, vielleicht mit dem Unterschiede, daß die zentrale Sinneszelle oder auch einzelne von den Stütz- oder Deckzellen mit einem freien Stäbchen oder Stiftchen enden, anstatt mit einem Büschel von Sinnesborsten. Sie finden sich auch im Epithel der Cerebraltuben. Meisenheimer sah sie bei Limaxembryonen, wie gesagt, weithin zerstreut, aber schon vor der völligen Reife wieder verschwunden. Es kommt nun vor, daß ein solches Organ sich einsenkt, am weitesten die große Centralzelle, die nun zu einer Ganglienzelle werden soll, durch Substitution der Organe oder Funktionswechsel. Schließlich handelt sichs ja bei Sinneszellen, die subcutan liegen und nur die Endfibrillen im Epithel lassen, um dieselbe Sache. Es käme nur noch auf die Untersuchung an, wieweit dieser Hergang, auf einem differenzierten Wege Ganglienzellen aus dem Epithel in

die Nervenknoten zu liefern, noch verbreitet ist. Nach F. Schmidt zeigen die Ganglien des Schlundrings von *Limax* noch nach dem Ausschlüpfen kaum gröbliche Differenzierung, die vielmehr erst nachträglich und spät einsetzen soll. Aus dem Abdominalganglion beschreibt indes A. Henchman schon früh Zellen von wesentlich verschiedenem Umfange, in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß dieses Ganglion endlich auch die größten Nervenzellen enthält.

Die Commissuren und Connective gehen aus den gleichen anfänglichen Zellen hervor, welche, mehr weniger spindelförmig, die Ganglien einander zusenden.

Es entspricht der sekundären Natur des Lobus accessorius, der sich nachträglich aus den Centraltuben bildet, daß seine Zellen gleichmäßig und klein bleiben.

Als auffallende Eigentümlichkeit der *Helix Waltoni* muß es gelten, daß sie nach Sarasins jederseits zwei Cerebraltuben hat; die Kanäle liegen dicht nebeneinander. A. Henchman glaubt, einen Übergang in gelegentlichen Vorkommnissen von Limaxembryonen zu finden, bei denen der Eingang zu den Cerebraltuben nicht kreisförmig, sondern zu einer halbmondförmigen Spalte verengert ist.

Am wenigsten deutlich ist die Ablösung der Pleuralganglien vom Epithel der Pleuralfurche zu erkennen, viel klarer die der beiden Visceralganglien und des Abdominalganglions. Bei ihnen zeigt sich sehr früh die Asymmetrie.

Fig. 228.

Schnitt durch einen neun Tage alten *Limax*-Embryo parallel zur Sagittalebene. *gn.pd* Pedalganglion. *ocys.* Linke Statocyste. Nach Annie Henchman.

Die Pedalganglien scheinen besonders merkwürdig dadurch, daß sie nicht als ein symmetrisches Paar von Verdickungen an der unteren Fußfläche auftreten, sondern als zwei nahe hintereinander gelegene Paare. Die vier kurzen Säulen treten im Innern bald zu einer einzigen Masse zusammen. Wer im Anschluß an die Pallialorgane von *Nautilus* die Ableitung von einem aus zwei Metameren gebildeten Vorfahren sucht, findet hier wohl eine wichtige Stütze. Die Anlage entspricht der doppelten Commissur, welche nachher die Pedalganglien verbindet. Nach einer Zeichnung von A. Henchman (Textfig. 228) scheint es aber, als wenn zu den Zellen dieser Herkunft noch andere einwanderten von der Pleuralfurche aus (mit der Otocyste), die sich mit den

aus der Sohle stammenden verbinden. Liefern sie nicht die seitlichen Abschnitte der Pedalganglien, die ich als epipodiale aufgefaßt habe? Dann hätte jedes Pedalganglion drei Wurzeln, zwei metamer geordnete in der Sohle, die dritte in der Pleuralfurche. Es liegt nahe, die beiden metamer geordneten Wurzeln mit den beiden Pedalcommissuren in Beziehung zu setzen.

F. Schmidt weist auf die relative Lageveränderung des Schlundrings hin. Bei seiner Anlage finden sich die Cerebralganglien am Vorderende, die Abdominalganglien am Hinterende des Embryos, nachher liegt der ganze Ring eng um das Vorderende; und doch hat er selbst sich nicht verschoben, sondern mit seiner Loslösung aus dem Epithel Lage und Größe beibehalten, unter entsprechender Zunahme der einzelnen Ganglien. Er bleibt beständig, während die übrigen Körperteile ihre Proportionen verschieben.

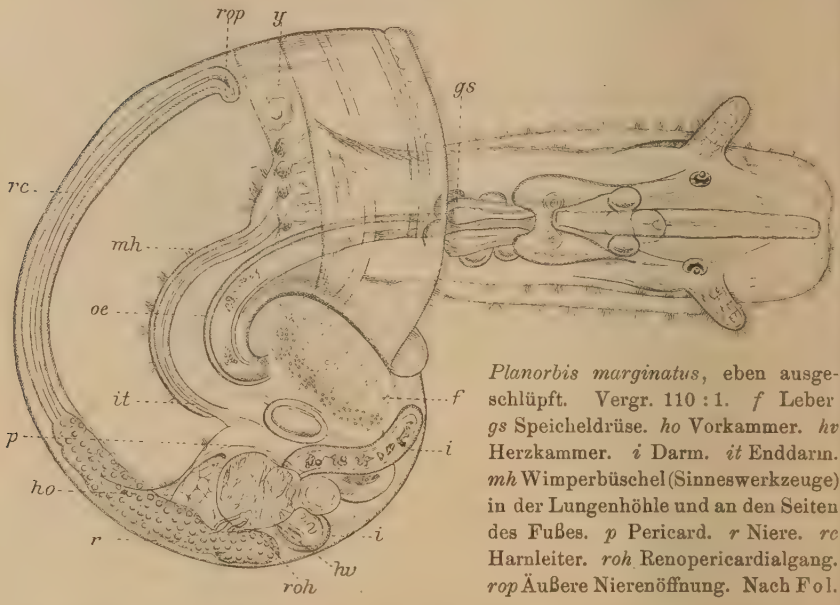
Von den Sinneswerkzeugen entsteht zuerst die Statocyste durch Einstülpung von der seitlichen Fußfläche, d. h. gleichfalls vom Gebiet der Pleuralfurche, und nachherige Ablösung. Hier scheint ein Zusammenhang mit der vorhin erwähnten epipodialen Wurzel der Pedalganglien vorzuliegen. Das Bläschen scheint zuerst ganz kompakt und erhält und vergrößert nachher sein Lumen. Die Bildung der Hörsteinchen setzt nicht gleich ein. Bei *Oncidiella* entsteht zuerst ein großer runder, embryonaler Statolith, dem erst später die üblichen, kleineren, wetzsteinförmigen sich anschließen, in fortwährender Zunahme noch nach dem Ausschlüpfen. Der Unterschied zwischen Otolith und Otoconien oder Statolith und Statoconien ist also typisch ausgeprägt und ontogenetisch begründet (auch phylogenetisch?).

Die drei Tentakelpaare gehen, von der lateralen Seite aus gegen die Mediane vorrückend, aus der Sinnesplatte oder Sinnespfanne, welche ja schon die Cerebraltuben lieferte, hervor. Das Auge liegt anfänglich bei Basommatophoren und Stylommatophoren an derselben Stelle, die Verlegung auf die Ommatophorenspitze kommt durch die Wachstumsrichtung dieses Tentakels. Das Auge entsteht durch Einstülpung und Abschluß zur Blase in üblicher Weise, wobei gelegentlich etwas Eiweiß mit hineingezogen wird, das Blasenepithel wird vorn zur inneren Corneaschicht, hinten zur Retina. Das äußere Corneaepithel ist einfach das äußere Körperepithel, da das Auge an der Oberfläche bleibt, außer bei einigen Basommatophoren. Das Pigment tritt ziemlich spät auf. Die Linse wird als cutikulare Abscheidung erzeugt. Wolfsons Angabe, daß sie aus einer Zelle hervorgehe, beruht wohl auf demselben Beobachtungsfehler, der bei den ersten ontogenetischen Studien an Schnecken auftauchte. Das zweite kleine Tentakel und das dritte oder die Mundlappen sind noch nicht durchweg getrennt, bei den Basommatophoren kann davon nicht die Rede sein, auch nicht bei den Janelliden. Bei den Vaginuliden fassen Sarasins den nach üblicher Beschreibung gespaltenen unteren Fühler als die noch unvollkommen durch eine Furche ge-

trennten Organe auf, die kleine, beim Gebrauch aus- und eingestülpte tastende Spitze als zweites Tentakel, den Abschnitt mit der komplizierten Drüse als Mundlappen. Das Tentakelganglion sah zuerst Sarasin bei *Ancylus* noch im Zusammenhange mit dem Ectoderm. Bei den Stylommatophoren entstehen sie ebenso als selbständige Epithelwucherungen, unabhängig vom Schlundring, mit dem sie sich erst sekundär verbinden. Sie werden mit dem Auswachsen des Fühlers mit emporgehoben.

Sowohl F. Schmidt als Meisenheimer machen die Beobachtung, daß der mediale Teil der Sinnesplatten durch Faltung das Sempersche Organ ergibt, beide wohl in der Annahme, daß es zu den Perceptions-

Fig. 229.



Planorbis marginatus, eben ausgeschlüpft. Vergr. 110 : 1. *f* Leber *gs* Speicheldrüse. *ho* Vorkammer. *hv* Herzkammer. *i* Darm. *it* Enddarm. *mh* Wimperbüschel (Sinneswerkzeuge) in der Lungenhöhle und an den Seiten des Fußes. *p* Pericard. *r* Niere. *rc* Harnleiter. *roh* Renopericardialgang. *rop* Äußere Nierenöffnung. Nach Fol.

werkzeugen gehöre. Wenn es jetzt für einen Kranz von Hautdrüsen gehalten wird, so folgt aus den Angaben nur seine Entstehung an Ort und Stelle vom Ectoderm aus, anfangs in einigem Abstande vom Munde. Die Differenzierung der einwandernden Zellen ist ja erst ein späterer Hergang, die Unterscheidung von Mesodermelementen anfangs schwierig genug, wie oben erwähnt.

Somit scheinen alle die Sinneswerkzeuge des Kopfes und Fußes, soweit sie am letzteren noch bei Gastropoden differenziert bleiben, auf eine einheitliche morphologische Grundlage zurückzugehen, d. h. auf die Sinnesplatten, die vorn als Flimmerband, bei *Vaginula* und *Limax* als flimmernde mediane Kopfleiste verbunden, zum Munde und an dessen Decke in ihn hineinziehen; sie entsprechen dem Velarfeld, dessen seitliche Zipfel in die Epipodiallinie sich ausziehen. Dieses ganze Epipodialfeld ist ein

zusammenhängendes Gebilde, das sich bei den marinen Formen als Velum nach dem Kopfe zu zusamenschiebt und verkürzt.

Merkwürdig scheint hier ein Befund Fols an *Planorbis marginatus*, der abgebildet wird, ohne im Text Erwähnung zu finden. Die junge Schnecke trägt, kurz nach dem Ausschlüpfen, jederseits entlang dem Fuß, von oben gesehen, zwei Reihen von Wimperbüscheln (Textfig. 229). Es liegt wohl nahe, sie als Tastborsten zu deuten. Dann hätten wir wohl hier ganz regelrecht angeordnete epipodiale Sinnesorgane. Hier scheint geradezu die Grundlage für die von Sarasins und Meisenheimer beschriebenen vorübergehenden Hautsinnesorgane (s. o.) gegeben.

Hierzu kommt noch ein besonderes Ganglion am Eingang der Atemhöhle, das speziell dem Geruch dient. Bei den Stylommatophoren bleibt es mit dem ectodermalen Mutterboden, von dem es sich abspaltete, in Verbindung, so daß als Osphradium eine Geruchsleiste entsteht, während es bei den Basommatophoren mehr in die Tiefe rückt und das Epithel an der Berührungsstelle nach sich zieht und einstülpt. So entsteht das Lacazesche Organ nach Fols Beobachtung.

Noch unklar scheint ein besonderes Sinneswerkzeug, nämlich das postpalliale. Bis jetzt ist von seiner Anlage in der Literatur nicht die Rede. Vermutlich ist aber auch dafür die erste Differenz zu finden in den Analzellen, die beim Darmkanal gelegentlich erwähnt werden (S. 721).

8. Der Darmkanal.

Da frühere Angaben über die Beteiligung von Ecto- und Entoderm am Aufbau des Darmkanales ziemlich unsicher lauteten, hat Meisenheimer der Frage bei *Limax* besondere Sorgfalt gewidmet und nachher Wierzejski bei *Physa*, so daß wir wenigstens über je einen Vertreter der Stylo- und Basommatophoren genaue Auskunft haben. Sie lautet keineswegs übereinstimmend.

Folgen wir zunächst Meisenheimer, der am meisten abweicht, bei

Limax maximus (XLIII 8—10).

Der entodermale Teil des Limaxdarms ist das Archenteron oder die Gastrulahöhle, sie liefert die Leber und einen Teil des Mitteldarms, namentlich den Magen. Der Vorderdarm, Enddarm und größere Teil des Mitteldarms sind ectodermaler Herkunft.

Gleich nach Beendigung der Gastrulation nehmen die Entodermzellen sehr viel Eiweiß auf, das sie in großen Vakuolen ablagern. Dadurch werden die Kerne ganz zur Seite gedrängt. So wird das Archenteron zum runden Eiweißsack. Nur im weiteren Teil behalten die Zellen ihre normale Form und Größe bei, es ist die Darmplatte der früheren Autoren. Die entodermalen, vakuolisierten Eiweißzellen entfernen sich sehr früh schon vom Gastrulamund, d. h. es stülpen sich Ectodermzellen ein, welche das Stomodaeum bilden. Die Grenze gegen das Entoderm ist allerdings

nicht leicht zu ziehen, am wenigsten auf der ventralen Seite, während auf der dorsalen der Ösophagus scharf gegen den Eiweißsack abgesetzt ist. Die dorsale Wand des Schlundes ist also bestimmt ectodermal, die ventrale nur zum Teil. An diesem ventralen Ectoderm erfolgt eine Erhöhung des Epithels und eine Ausstülpung zum Blindsack, d. h. zur Radulatasche, unter starker Beteiligung des Mesoderms, das die Muskulatur des Zungenbalkens liefert. Zuerst wölbt sich der Boden vor und wird zum eigentlichen Radulaträger. Dann bilden sich oben die Subösophageal- und unten die Sublingualfalten. Bevor noch in der Radulatasche die Odontoblasten sich differenziert haben, erscheint bereits auf der ventralen Seite eine gleichmäßige cuticulare Abscheidung. Die ersten Zähnchen treten in der Zahl von 4 und 5 auf. Diese Verhältnisse, von Schnabel ausführlich beschrieben, wurden schon beim Darmkanal geschildert (s. Prosobr. S. 702). Noch fehlt allerdings die Verfolgung der Radula bei den Raublungenschnecken bis zur ersten Anlage zurück, die vermutlich noch nicht mit der pfriemenförmigen Zahnplatte einsetzt, da wir doch die enorme postembryonale Vergrößerung des Pharynx namentlich bei *Daudebardia* kennen. An der Decke der Pharynxhöhle erhebt sich eine wimpernde Crista mit vakuolisierten Zellen, wie sie Sarasins ähnlich bei *Vaginula* beschreiben. Sie scheint allgemein bei Basommatophoren und Stylommatophoren verbreitet, bei ersteren gibt Fol außer der Mittelreihe noch je einen seitlichen schwächeren Wimperstreifen an. Die Cilien strudeln das Eiweiß in den Darm. Übrigens meldet Meisenheimer solche vakuolisierte Zellen auch von der Ventralseite des Ösophagus hinter der Radula. Von der Mundhöhle aus entstehen neben der Einmündung des Schlundes die Speicheldrüsen als zwei Einstülpungen, die sich rasch neben jenen verlängern und zu den gelappten Organen auswachsen, wie sie dem reifen *Limax* zukommen.

Der Enddarm entsteht als eine ectodermale Einstülpung zwischen Fußhöcker und Schalendrüse. Mit engem Lumen versehen, senkt sie sich rasch ein gegen den kleinzelligen entodermalen Teil des Mitteldarms im hinteren Teile des Eiweißsackes, wie es vorhin gemeldet wurde. Dann schnürt er sich vom Ectoderm ab, so daß er zeitweilig einen beiderseits geschlossenen, ziemlich kurzen Schlauch bildet. Nachher bricht er gegen den Mitteldarm durch und erst später am anderen Ende nach außen, so daß der After sich an der Einstülpungsstelle sekundär bildet. Aus dem ectodermalen Enddarm geht der ganze lange Dünndarm hervor.

Die Veränderungen des Mitteldarms betreffen besonders das kubische Epithel in seinem hinteren Abschnitt, die Darmplatte der Autoren. Es tritt mit dem Ösophagus dadurch in Verbindung, daß dieser sich verlängert und seine Mündung an der Ventralseite des Eiweißsackes nach hinten verlagert. So entsteht ein zusammenhängendes gewöhnliches Epithel vom Schlund in den Mitteldarm, der sich nach vorn erweitert und hier den weiten Eiweißsack ansitzen hat. Allmählich setzt er sich durch eine

Furche schärfer ab. Nun treibt der Mitteldarm aus seinem kubischen Epithel als Leberanlagen zwei Divertikel, an welche der Eiweißsack sich anschließt. So besteht die linke Leber, die anfangs dorsal in den Mitteldarm mündet, in ihrem vorderen Abschnitt aus den großen Eiweißzellen, im hinteren und im Ausführgang aus gewöhnlichem Darmepithel. Sie verschiebt sich allmählich nach links, während die rechte ebenfalls eine Drehung nach links und oben ausführt. Mag es nun dahingestellt bleiben, ob die Eiweißzellen imstande sind, auf das gewohnte Maß zurückzugehen und weiterhin ihre verdauende Tätigkeit fortzusetzen, auf jeden Fall liegt die ganze Verdauung beim Embryo, wie nach Biedermann bei der erwachsenen Schnecke, in der Leber. Hierin tritt also offenbar gar keine Änderung ein, und man mag wohl darauf hinweisen, daß auch in der ausgebildeten Leber die verdauenden Zellen noch von besonderer Größe sind.

Mittel- und Enddarm, anfangs nahezu in der Medianebene gelegen, liefern nun unter Verlängerung die Darmschlingen. Die erste wird dadurch bedingt, daß das Vorderende, d. h. der Magen oder Kropf und das an der Körperwand befestigte Hinterende zwei Fixpunkte bilden, welche den verlängerten Darm zwischen ihnen zur Biegung zwingen. Nun verschiebt sich aber die anfangs am Hinterende gelegene Öffnung der Atemhöhle um 90° nach rechts. Damit wird die erste Schlinge über die rechte Leber weg nach links geschoben, während gleichzeitig der Enddarm, der in seinem Wachstum fortfährt, weitere Krümmungen und Schlingenbildung erfährt. So kommen schließlich die sechs Darmschenkel von *Limax* zustande. Nur will sie Meisenheimer nicht als 1 bis 6 numerieren, sondern den Kropf als teilweise entodermal herausnehmen und die übrigen Dünn- und Enddarmschenkel mit 1 bis 5 bezeichnen, statt mit 2 bis 6.

Wesentlich an dieser Darstellung ist die Deutung des ganzen Darms als ectodermal, mit Ausnahme allein des entodermalen Mitteldarms, der den Magen oder Kropf, sowie Teile und Ausführgänge der Lebern bildet. Bei ihnen kommen dazu die Eiweißzellen, d. h. die allein verdauenden Zellen des Embryos.

Nach Heyder legt sich bei *Arion* der Enddarm median hinter dem Mantel an, später verschiebt er sich nach rechts zum Pneumostom (s. u.). Der Durchbruch des Afters erfolgt relativ spät.

Demgegenüber Wierzejskis Angaben von

Physa (XLI 9—12).

Er kommt mehrfach in scharfen Gegensatz nicht nur zu Meisenheimer, sondern auch zu anderen Vorgängern, selbst zu Rabl, dessen exakte Schilderung von *Planorbis* doch sonst so gut mit der von *Physa* harmoniert.

Bald nach der Gastrulation lassen sich dieselben drei Teile unterscheiden, welche Meisenheimer aufstellt. Der kurze Vorderdarm bildet ein enges, am Eingang wimperndes, kurzes Rohr mit gewöhnlichem

Epithel, — die großen, grob vakuolisierten, verdauenden Zellen des Eiweißsackes erreichen mit freien Ausläufern das Epithel des Nackens, um sich allmählich erst abzulösen und zu runden; der Hintergrund des Sackes enthält dagegen auch hier die gewöhnlichen, höchstens schwach vakuolisierten Zellen der Darmplatte, zunächst nur in einer Breite von 2 bis 5 Zellen, — der Hintergrund endlich ist durch einen soliden Zellstrang, die Anlage des Enddarms, mit dem Ectoderm hinten über dem Fußhöcker in der Mittellinie verbunden. Rabl zeichnet bei *Planorbis* an gleicher Stelle einen soliden Strang, höchstens mit dem Unterschiede, daß er unter den beiden großen Urmesodermzellen eingezeichnet ist, statt über denselben (Morph. Jahrb. 6, T. 29, Fig. 10). Darf daraus schon auf einen wirklichen Unterschied geschlossen werden, so klein er ist? Wir kommen darauf zurück.

Der Mundeingang oder Blastoporus, der sich nie ganz schließt, wird vorn vom Velum durch eine einzige Reihe von Zellen geschieden, sie stammen von $2b^{221}$. Sein Vorderende bilden die Blastomeren $2b^{2221}$ und $2b^{2222}$, die nachher auch Flimmern ausbilden. An sie schließen sich seitwärts Zellen des dritten Quartetts an, ebenso vermutlich im hinteren Umfange. Seitlich liegen ectodermale Wülste, hauptsächlich aus den Descendenten von $2a^{2211}$, $2a^{2212}$, $2c^{2211}$ und $2c^{2212}$ zusammengesetzt. Sie sind zunächst durch eine mediane Furche geschieden; doch wachsen sie gegen diese, so daß sie sich in der Mitte berühren und zu einem medianen Wulst erheben, unmittelbar vor dem Fußhöcker. Von diesem Wulst geht die weitere Bildung des Stomodaeums, des Ösophagus und der Radulatasche aus. Der Ösophagus ist rein ectodermaler Natur, er verbindet sich erst nachträglich mit der ventral sich vorn ausdehnenden entodermalen Darmplatte. Die ganze Muskulatur des Vorderdarms wird vom sekundären Mesoderm geliefert. Das lagert sich auch in dicker Schicht unter dem erwähnten Wulst oder Wall an, der die Radulatasche erzeugt. Seine Wucherung liefert die ventrale Hälfte des Ösophagus, währenddessen die dorsale konstant bleibt, weiterhin die Radulatasche, zunächst unmittelbar in oder vor dem Mundeingange. Das Auffallende ist dabei, daß diese nicht als eine einheitliche, mediane Tasche entsteht, sondern als zwei Taschen nebeneinander, symmetrisch neben der Sagittalebene. Erst durch weitere Einstülpung ihres gemeinsamen Feldes vertieft es sich zu einer einheitlichen Tasche (XLI 12).

Hier haben wir vermutlich die Entstehung jener Radulatasche vor uns, wie sie für *Ostracolethe*, für die Janelliden, *Hyalimax* und viele Hinterkiemer charakteristisch ist, d. h. für jene Gastropoden mit hoher Zahnzahl in der Querreihe, wo sich nachher die Tasche nicht als einfacher Blindsack zeigt, sondern mit ihrem Blindende nach rechts und links einrollt, wie es im anatomischen Teil beschrieben ist.

Die Speicheldrüsen entstehen bei *Physa* sehr spät, nachdem der Embryo schon die Schneckengestalt angenommen hat.

Der Enddarm geht, wie erwähnt, aus einem soliden Strange hervor. Wo er sich in der Mittellinie hinter dem Mantel an das Ectoderm ansetzt, ist die Lötstelle durch zwei größere, vakuolisierte Epithelzellen gekennzeichnet, die Analzellen. Sie erhalten sich unverändert und deutlich an derselben Stelle bis zur vollen Ausprägung der Schneckengestalt. Ich habe vorhin bereits angedeutet, daß hier wohl der Ursprung des postpallialen Sinnesorgans zu suchen sei.

Der Enddarmstrang selbst geht aus dem primären oder Urmesoderm hervor. Die ersten Micromeren, die von den beiden Urmesodermzellen nach der Mitte zu geliefert werden, legen sich aneinander und strecken sich in die Länge, unter weiterer Teilung. Weitere solche Micromeren legen sich an. So kommt der Strang zustande zwischen der entodermalen Darmplatte und den beiden Analzellen.

Bei *Planorbis* vermutet Wierzejski denselben Hergang, wenn auch Rabl den Enddarm vom Mitteldarm aus entstehn und nach außen durchbrechen läßt. Allerdings scheint eine Aussackung des Mitteldarms vorhanden und gegen den soliden Strang gerichtet, was bei *Physa* nicht der Fall ist.

Der Vorderdarm von *Physa* hat wenig Wandlungen mehr durchzumachen, die Wände der Mundhöhle verdicken sich, ziemlich spät erst verlängert sich der Ösophagus. An dessen Decke bildet sich die übliche wimpernde Längsleiste aus, außer schwächeren seitlichen Cilien. Im Mitteldarm breitet sich die Darmplatte aus, nicht nur durch mitotische Teilung ihrer Elemente, sondern auch durch die Einbeziehung benachbarter Eiweißzellen in ihr Areal, indem sie ihre Vakuolen verkleinern, vielleicht durch Abgabe ihrer Nahrungsstoffe an die stark wachsende Schalendrüse, und sich wieder zu normaler Größe erniedrigen. Der Vorgang ist wichtig, weil er andeutet, daß wohl auch noch in der fertigen Leber Eiweißzellen als Verdauungszellen fungieren mögen. Indem die sich vertiefende Schalendrüse den Eiweißsack von oben her eindrückt, wobei gleichzeitig die Darmplatte ventral und dorsal sich gegen den Ösophagus vergrößert, werden vom Eiweißsack zwei seitliche Räume abgegrenzt, deren laterale Wände nunmehr aus den Eiweißzellen bestehen: die Anlage der Lebern. Sie machen eine ähnliche Drehung in der Querebene durch, wie bei *Limax* (s. o.). Man kann in ihnen später neben den Eiweißzellen basal kleine Zellen wahrnehmen, die wohl von der Darmplatte stammen, sie ergeben mit den Eiweißzellen wohl die beiden aktiven Verdauungs-, d. h. Secretions- und Resorptionselemente des definitiven Organs. Ein Divertikel dieses Mitteldarmstücks wird später zum Magen. Der solide Strang des Enddarms erhält nachher sein Lumen, bricht aber erst ziemlich spät gegen den Mitteldarm durch. Der Durchbruch des Afters ist noch nicht erfolgt, wenn der Embryo schon die richtige Schneckengestalt angenommen hat. Dagegen hat sich der Enddarm bereits verlängert und einen Bogen beschrieben. Die Ausbildung der definitiven Darmschlingen erfolgt dagegen erst nach dem Ausschlüpfen.

Betreffs der Leber macht Meisenheimer, in Übereinstimmung mir H. Fischer, die Bemerkung, daß die Beteiligung des Eiweißsackes mehr oder weniger erst ein sekundärer Vorgang sein soll; vielmehr lassen sich, wenn auch nicht immer gleich deutlich, zwei Ausstülpungen oder Divertikel erkennen, von denen nachher das eine wieder schwindet, das andere aber die ganze Leberbildung übernimmt.

Vergleichendes.

Es lohnt sich kaum, die mehr oder weniger unsicheren Angaben früherer Autoren über die Darmbildung zu verfolgen, nachdem wir die beiden besonders auf diesen Teil der Ontogenese gerichteten Untersuchungen besprochen haben. Jene ergeben kaum bemerkenswerte, diese um so schärfere Differenzen.

Von besonderem Interesse ist zunächst die verschiedene Anlage der Radulatasche, paarig bei *Physa*, dem Basommatophoren, einheitlich bei dem Stylommatophoren *Limax*. Damit sind die Unterschiede der Tasche zwischen niederen Formen, Janelliden usw., und höheren ausreichend erklärt.

Noch wichtiger sind die Abweichungen betreffend des ganzen Dünn- und Enddarms und des Afters: bei *Physa* anfangs ein solider Strang, der später sich aushöhlt und noch viel später sich zum After öffnet, bei *Limax* eine Afteröffnung, die sich zum kurzen Enddarm einstülpt und wieder schließt, um sich viel später durch sekundären Durchbruch wieder zu öffnen. Eine andere Frage ist es, ob man auf die Ableitung dieses Abschnitts aus verschiedenen Keimblättern, bei *Physa* aus dem Mesoderm, bei *Limax* aus dem Ectoderm, großen Wert zu legen hat. Sie hängt mehr zusammen mit der ganzen Diskussion über die Bedeutung der Keimblätter. Da aber *Limax* zunächst nach gewöhnlicher Auffassung nur das primäre Mesoderm besitzt, was sich aus 4d herleitet, *Physa* aber noch dazu das sekundäre — bei beiden entstehen mindestens noch die aus dem Ectoderm einwandernden Ganglienzellen ganz nach dem Muster eines sekundären Mesoderms —, so ist es wohl am geratensten, diese Differenz nicht allzu sehr zu betonen, so wenig wie die ganze Keimblättertheorie. Dagegen sieht man sich zu dem Schlusse gedrängt, daß die einheitliche ursprüngliche Bildung des Afters und Enddarms jedenfalls arg verwischt ist. Ja, mir erscheint es bisher unmöglich, aus den Angaben Meisenheimers und Wierzejskis eine klare Anschauung zu entnehmen einmal über den definitiven Durchbruch des Afters, sodann über seine Verschiebung nach dem Pneumostom hin. Hier bestehen zum mindesten noch Beobachtungslücken. Man weiß nicht, wie bei *Physa* der Anus von den Analzellen loskommt usw. So wird der Schluß kaum zu umgehen sein, daß an dieser Stelle sekundär stärkere Umbildungen und Verschiebungen vorgekommen sind.

Hier setzt die Auffassung ein, die ich über die ursprüngliche Lage des Enddarms und Afters vorgebracht habe. Danach ist der Blinddarm

von *Limax flavus* und *Agriolimax agrestis* der ursprüngliche Enddarm. Der Schluß stützt sich auf die Tatsache, daß dieser Blinddarm am meisten bei den innerasiatischen Limaciden erhalten ist und bei ihnen streng in der Mittellinie liegt unter dem Rückenkiel, während er bei den europäischen Ackerschnecken z. B. sich asymmetrisch aufkrümmt. Diese Formen Innerasiens sind aber nach der Pendulationstheorie die ursprünglichsten, die in der Breite der Mediterranländer am weitesten nach Osten ausgewichen sind während der Eiszeit. Dieser Blinddarm aber hat genau die Lage, wie die erste hohle Enddarmanlage bei *Limax maximus* und die solide bei *Physa*. Sie würde genau dem Enddarm von *Limax* entsprechen, nachdem der primäre After sich geschlossen, und der Schlauch sich aus dem Ectoderm gelöst hat. Leider ist noch keiner von den Limaciden mit Blinddarm untersucht. Aber die morphologischen Verhältnisse sind so deutlich, daß man über die Beziehungen kaum im Zweifel sein kann. Danach scheint es also, als wenn weder bei *Limax*, noch bei *Physa* die Stelle des ursprünglichen Afters, die in der Medianlinie lag, nachher durchbricht und sich nach dem Pneumostom verschiebt, sondern vermutlich betrifft der Durchbruch eine andere Stelle des nach der Seite gebogenen verlängerten Enddarms. Hier haben künftige Untersuchungen einzusetzen.

Unsicher mag es bleiben, wie lang dieser mediane Enddarm anfangs war. Nach dem Blinddarm von *Limax flavus* zu urteilen, reichte er bis zum Hinterende, wobei man allerdings nicht weiß, wie weit der Fuß sich über dem Mantel nach hinten erstreckte, oder wie weit, von einem anderen Gesichtspunkte aus betrachtet, der Mantel reichte. Damit liegt es aber nahe, die Schwanzdrüse (die eingestülpte Podocyste s. o.) als das eigentliche Proctodaeum anzusehen.

Noch mag die Lage der Analzellen betont werden; sie finden sich da, wo bei den Limaciden der mit Sinnesleisten versehene Eingang in die Schalentasche, bei den Janelliden das postpalliale Sinnesorgan liegt. Die Vermutung kausalen Zusammenhanges drängt sich auf.

Ein Versuch, die verschiedenen Stufen der Darmentwicklung herauszurechnen, dürfte etwa folgendermaßen ausfallen:

Die ursprünglichen Verhältnisse haben sich bei keinem Pulmonaten erhalten.

Ihnen kommen am nächsten die Limaciden mit medianem Blinddarm unter dem Rückenkiel.

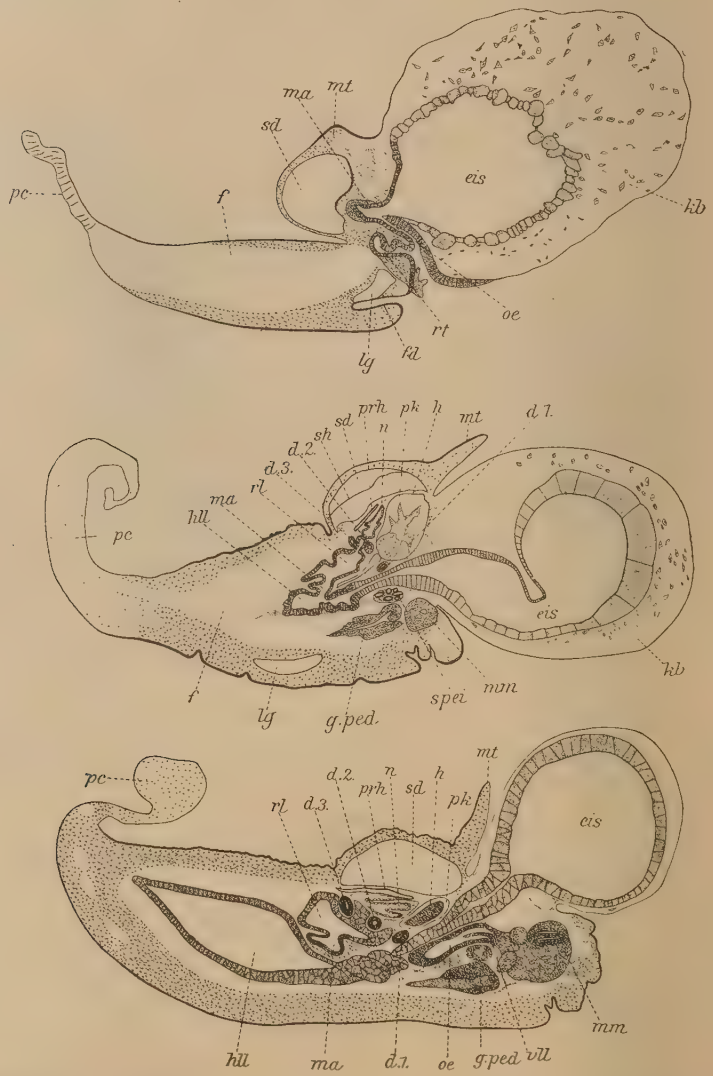
Daran schließen sich die Limaciden ohne das Coecum, *Limax maximus* u. a.

Viel weiter abgeändert sind in dieser Hinsicht *Physa* und *Planorbis*. Die Ersetzung aber ihres Enddarms durch Elemente des Urmesoderms, die von 4*d*, d. h. von der Macromere, die anfangs das Hinterende der Darmanlage und damit den Blastoporus bildet, würde zurückführen auf einen Gastrulamund, der durch Hereinwachsen und Zusammenschluß der

Seitenteile in eine vordere und hintere Öffnung zerlegt wurde, also zugleich Mund und After ergab wie bei *Paludina*.

Wie man sieht, würde die Entwicklung in diesem Punkte keines-

Fig. 230.



Verschiebung der Eingeweide aus den Rückenschild in den Fuß bei Limaxembryonen. d_1 d_2 d_3 Darmschenkel. *eis* Eiweißsack. *f* Fuß. *fd* Fußdrüse. *g.ped* Pedalganglion. *h* Herz. *hll* Hinterleber. *kl* Kopfblase. *lg* Blutgefäß. *ma* Magen. *mm* Mundmasse. *mt* Mantel. *n* Niere. *oe* Ösophagus. *pc* Podocyste. *pk* Pericard. *prh* Primärer Harnleiter. *rl* Rechter Leberlappen. *rt* Radulatasche. *sd* Schalendrüse. *sh* Schalenhäutchen. *spei* Speicheldrüse. *vll* Vorderleber. Nach Meisenheimer.

wegs dem üblichen System parallel gehen, sondern primitivere Verhältnisse hätten sich erhalten bei Formen, denen man gewöhnlich einen weit höheren Rang zuspricht, als ihnen nach ihrer Darmanlage zukommt.

Die Verlagerung des Intestinalsacks aus der Schale in den Fuß, wie wir ihn bei der Nacktschneckenbildung aus der Anatomie von Übergangsformen, wie *Parmacella*, *Parmarion* u. dgl. erschließen, hat Meisenheimer als ontogenetische Stufen demonstriert bei *Limax*. Zu Anfang enthält der Fuß noch nichts von Eingeweiden (Textfig. 230), bis er schließlich die ganze Summe aufnimmt und die Hinterleber die Spitze seiner Höhlung ausfüllt.

9. Die Pallialorgane.

Mantel, Mantel- und Lungenhöhle, Herz und Niere sind wenigstens in ihren Grundlagen festgelegt. Im einzelnen bleiben noch sehr viele und große Lücken bei der Beschränkung der Untersuchungen in systematischer Hinsicht.

α) Der Mantel.

Der Mantel als Schalenfeld mit dem Mantelrand macht in seiner Begrenzung wohl die geringsten Schwierigkeiten. Unsicher bleibt zunächst bei dem Eintritt der Asymmetrie und der Verschiebung des Afters auf die Seite, in der Regel nach rechts, das Schicksal der Analzellen (s. o.). Es scheint, daß die Schale ursprünglich frei lag: *Vaginula* und Basommatophoren mit Ausnahme von *Amphipeplea*, daß sie dann vom Mantel überwachsen wurde: lissopode Nachtschnecken, — und daß sie endlich wieder frei zutage trat; beschalte Stylommatophoren. Unter den lissopoden Stylommatophoren würden daher Formen, wie *Ostracolethe*, die Parmarioniden, Urocycliden u. dgl. noch die ursprünglichsten Verhältnisse gewahrt haben und den echten Nacktschnecken am nächsten stehen. Aber wir wissen gar nichts über die Entstehung der Nacken- und Schalenlappen. Sind die Schalenlappen von *Vitrina*, Macrochlamys, den Helicarioniden usw. Neuerwerbungen, durch deren Zusammenschluß die Schale überwachsen und die Nacktschneckenbildung bedingt wird, wie man es in der Literatur zumeist angegeben und ausgeführt findet? oder sind sie nicht vielmehr alte Reste von einem Nacktschneckenstadium her?

Bei *Limax* bildet sich der Mantelwulst zuerst hinten und unten aus an der Stelle, die sich dann nach rechts verschiebt. Er greift nach vorn über, und dieser vorderste Teil zieht sich zur Kapuze aus.

Unter den Soleoliferen zeigen Sarasins für *Vaginula*, daß der Mantel sich zuerst vorn hinter dem Kopf als Wulst anlegt und verdickt, und daß die Seitenränder sich symmetrisch nach hinten ausdehnen, um sich von vornher nach der Rückenmitte zusammenzuschließen (s. o.). Bei den Atopiden ist der gleiche Hergang anzunehmen wie bei den Vaginuliden, doch ohne Beeinflussung des Afters.

β) Mantel- und Lungenhöhle (XLIII 6 und 7).

Im ganzen sind die Unterschiede zwischen den verschiedenen Einstülpungen des Mantels so wenig geklärt wie die Entstehung der Lappen am Mantelrande, von denen ja der Anallappen bei Basommatophoren wiederholt im Dienst der Atmung sich differenziert. Alle unsere Kenntnisse über sekundäre Kiemen haben sich aus der Untersuchung erwachsener Formen ergeben. Aus der wechselnden Lage des pallialen Osphradiums, bald außerhalb, bald innerhalb der Atemhöhle (Limaciden, *Testacella*) folgt wohl ohne weiteres die verschiedene morphologische Bedeutung dieses Raumes. Das Kriterium ist indes auf wenige Formen beschränkt, und wir sind gezwungen, andere Argumente heranzuziehen, wie ich es im morphologischen Teile hinlänglich auseinandergesetzt zu haben glaube. Die embryonale Entwicklungsgeschichte hat zur Klärung dieser Verhältnisse bisher sehr wenig beigetragen. Wir erfahren im allgemeinen, daß sich an Stelle des künftigen Pneumostoms eine Vertiefung bildet. Eine genauere Beschreibung gibt Meisenheimer von *Limax* und besonders Heyder von *Arion*. Beide unterscheiden die primäre Einsenkung der ventralen, nachher nach rechts gedrehten Einsenkung, die zur Lunge wird, von der sekundären flachen Mantelhöhle. Diese behält ihr kubisches Epithel und nimmt nacheinander die Mündung der rechten Urniere, den After, die Mündung des Ureters und im Hintergrunde die Lunge auf. Sie unterscheidet sich sogleich durch die starke Abflachung ihres Epithels wie durch ihren Umfang. Denn sie dehnt sich bald bis auf die linke Körperseite aus und umfaßt Niere und Herz, wie bei der erwachsenen Schnecke. Sehr früh verbindet sie sich mit dem Gefäßsystem, indem ein Lymphraum sich gegen ihre Wand vorschiebt, sie vorwölbt und die Vorwölbung unregelmäßig einfaltet, um das respiratorische Netz zu bilden. Früh schon scheint die Atmung zu beginnen. Meisenheimer nimmt an, daß der Sauerstoff dem in die Lungenhöhle eingedrungenen Eiweiß entnommen wird. Man hätte dann an eine freilich noch unbeschriebene Abspaltung zu denken. Schärfer dringt H. P. Heyder bei *Arion* vor. Hier ist die Lungenhöhle bereits vorhanden, ehe ein Mantelwulst und eine Mantelhöhle sichtbar sind, wie auch Fol angibt. Letztere tritt zunächst als schmaler Schlitz oder Spalt auf, in den von vorn her die Urniere mündet. Nachher vertieft sie sich fingerförmig und nimmt im Hintergrund die Öffnung des primären Ureters auf, worauf wir bei der Niere zurückkommen. Später flacht sie sich wieder ab, so daß das Pneumostom, die Öffnung der Lungenhöhle in die Mantelhöhle, an den äußeren Rand tritt. Die Lungenhöhle vertieft sich zunächst vorn nach links oben, wobei das Epithel sich von rechts her abzuflachen beginnt. Die Atmung scheint bereits einzusetzen, wenn dieser Lungensack, noch ohne Ausbildung von Lungengefäßen, in den Blutraum der Leibeshöhle reicht. Der Sauerstoff soll ebenso dem in die Lungenhöhle eingedrungenen Eiweiß entnommen werden. Bezeichnend ist, daß in der Entwicklung der Kopfblase ein Stillstand eintritt,

wenn die Lunge soweit gediehen ist, d. h. wenn das embryonale Atemwerkzeug durch das bleibende ersetzt wird. Zu dem vorderen Lungenraum tritt der rechte, der sich hinter der Niere nach links hinüber vertieft. Beide Räume umgreifen das Pericard und das Nephridium, um schließlich nach dem Ausschlüpfen links von der Medianebene aufeinander zu stoßen und zu der bleibenden ringförmigen Lunge zu verschmelzen.

Von den Soleoliferen ist Joyeux-Laffuies Mitteilung zu registrieren, daß sich die Mantelhöhle bei *Oncidiella* nachträglich ans Hinterende verschiebt nach dem Abwerfen der Schale (s. o.), also die definitive Lage nachträglich gewinnt. Von der Differenzierung einer Lungenhöhle sagt der Autor nichts, da er sie auch bei der erwachsenen übersehen hat. Wohl aber hat er die Entstehung der respiratorischen Rückenpapillen beobachtet. Sie erheben sich erst, nachdem die Schnecke ausgeschlüpft ist, und zwar zunächst am Rande des sich verdickenden Mantels, wo sie zeitlebens am größten sind.

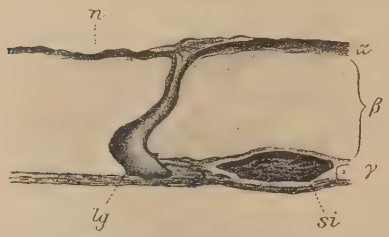
Eingehender sind die Untersuchungen der Sarasins an *Vaginula*. Sie sind bereits gewürdigt (S. 385ff). Danach würde beim Embryo ein Kloakenraum vorhanden sein, der an seinem proximalen Ende den Darm und den Ureter aufnähme, ein Raum von ziemlich beträchtlicher Länge und Weite, der als Atemraum gedeutet wird. Er scheint seiner Lage nach als eine Verlängerung des Harnleiters, von dem er sich wieder durch plötzliche Erweiterung absetzt. Der Enddarm würde sich mit fortschreitender Entwicklung weiterhin von vorn nach hinten abspalten, wodurch die eigentliche Kloake immer mehr auf die unmittelbare Nachbarschaft des Pneumostoms eingeengt wurde. Der Lungenraum wäre schließlich nur noch das erweiterte Endstück des Ureters. Ob es sich hier wirklich um phylogenetische Beimengungen handelt, so daß in der Ontogenie eine Lungenhöhle auftritt, die jetzt nicht mehr funktioniert, oder ob die anfängliche Länge des Kloakenraumes etwa lediglich mit der Verschiebung des Afters ans Hinterende zusammenhängt, läßt sich schwer entscheiden. Ich will die Gründe gegen das Vorhandensein einer Lunge, die sich namentlich auf Pelseneer stützen, nicht wiederholen.

Ist wirklich *Vaginula*, mit ihrer allerursprünglichsten Schalenbildung (s. o.), noch nicht zur Lungenentwicklung vorgeschritten, so gewinnt ein Vorkommnis an der madagassischen *Vaginula* (*Rhopalocaulis madagascariensis*) desto höhere Bedeutung:

Die größeren Tuberkel auf den Notum dieser Vaginulide tragen auf der Spitze keineswegs Drüsen, vielmehr ist hier das Epithel abgeflacht, zur Erleichterung der Hautatmung. Bei der genannten Art sinken diese Tuberkel gelegentlich ein, und eins war zu einem dünnwandigen Säckchen vertieft, das die ganze dicke Muskelschicht des Integuments durchsetzte und sich mit dem Blindende in der darunter gelegenen Schicht von blutgefäßreichem Mesenchym abbog und ein wenig erweiterte. Hier kann über seine Umwandlung zu einer primitiven Lunge kaum ein Zweifel bestehen.

Von besonderer Bedeutung ist dazu seine Lage nahezu senkrecht über der weiblichen Geschlechtsöffnung, d. h. über der Stelle, an welcher bei eintretender Geschlechtsreife durch die Dehnung und Schwellung der Genitalwege ein übermäßiges Wachstum stattfindet, dessen hoher Blutbedarf durch Massen von Blutgerinnsel in dem die Endwege umgebenden Mesenchym bezeugt wird. Hier scheint mithin eine Lunge erst lange nach dem Ausschlüpfen bei der reifenden Schnecke im Entstehen begriffen. Es muß noch dahingestellt bleiben, wie weit dieser Vorgang bereits zur Regel geworden, und wieweit er für die erste phylogenetische Ableitung des Atemorgans überhaupt theoretisch zu verwerten ist. Die ursprüngliche Nachbarschaft von Pneumostom und Genitalporus spricht wohl für die Annahme, daß auch die erste Einstülpung einer Lungenhöhle durch erhöhten Blutverbrauch und dadurch gesteigertes Atembedürfnis in der Gegend der Geschlechtsöffnung zu erklären sein möchte.

Fig. 231.



Anlage einer Lunge bei einer Vaginulide (*Rhopalocaulis madagascariensis*). Eine Rückenpapille ist zu einem Schlauch eingesunken, der das Integument durchsetzt. *lg* Lunge. *α* Die pigmentierte Drüsenschicht. *β* Die Muskelschicht der Haut. *γ* Die lacunenreiche Schicht darunter. *si* Blutsinus. *n* Notum. Nach Simroth.

γ) Niere und Herz.

Wie beide Organe durch den Renopericardialgang durchweg verbunden bleiben, so nehmen sie auch aus gemeinsamer Anlage ihren Ursprung. Über diese erhebt sich wieder der alte Streit, welchem Keimblatt sie entstamme. In Frage kommen die Zellanhäufungen auf einer Seite in der Nähe der Enddarmanlage. Sie deuten naturgemäß auf das sprießende Urmesoderm hin. Aber während der Ausbildung steht die betreffende Zellgruppe in so nahen räumlichen Beziehungen zum benachbarten Ectoderm, daß es kaum zu unterscheiden ist, inwiefern sich dieses an ihrem Aufbau beteiligt. Auch Wierzejski, der bei *Physa* die mesodermale Herkunft vertritt, leugnet doch die Verschmelzung mit dem äußeren Epithel (auch außer dem Nierenporus) nicht, meint aber, daß sie erst nach der vorgeschrittenen Ausbildung des Nephridiums sich bemerklich mache. Pötsch dagegen findet bei *Planorbis* schon ein frühes, schnell vorübergehendes Stadium, wo das Ectoderm an der betreffenden Stelle eine deutliche Lücke zeigt, an der sich die Zellgruppe von innen her mit einer großen Zelle herandrängt und sie ausfüllt, daher es nahe liegt, diese Zelle als eine eingesunkene und umgewandelte Ectodermzelle zu betrachten. Meisenheimer deutet bei *Limax* die ganze Gruppe, da sie mit dem Epithel innig zusammenhängt, und mithin die aus ihr hervor-

gehenden Organe als ectodermal unter peinlicher Beweisführung. Es ist die alte Unsicherheit der Keimblättertheorie, welche die Ablösung der inneren Organe von der Außenhaut, aus der sie doch schließlich allesamt stammen, in reinlicher Scheidung einheitlich auf ein früh einsetzendes Schema festlegen möchte. Es scheint aber, daß sie an verschiedenen Orten und zu verschiedener Zeit sich vollziehen könne. Eigentümlich ist es, daß *Limax*, das Stylommatophor, die ectodermale Herkunft am schärfsten bewahrt hat.

Beginnen wir mit

Limax maximus nach Meisenheimer (XLIV 3).

Scharf abgegrenzt rechts von der Mittellinie, der Anlage des rechten Visceralganglions genähert, tritt eine Ectodermverdickung auf. Meisenheimer zeigt aufs genaueste, wie Epithelzellen nach innen heraustreten und unmittelbar liegen bleiben, wie dieser Prozeß erst anschwillt, bis eine gewisse Erschöpfung des Epithels und damit eine Unterbrechung eintritt, wie dann im Epithel zahlreiche neue Teilungen einsetzen, worauf wiederum der Abschub nach innen zunimmt. So entsteht ein kompakter Zellhaufen, der sich in keiner Weise mit Mesodermzellen verbindet. Jeder Zweifel über die ectodermale Entstehung der Herznierenanlage wird damit beseitigt.

Im äußeren Teil dieses Zellhaufens differenziert sich die Niere dadurch, daß sich die Zellen zu einem noch kompakten Bläschen epithelartig ordnen. Der innere Teil, der sich gegen die Schalentasche vorschiebt, wird zum Herzen. Er wird stets durch seine Lage zwischen der Schalendrüse, gegen die er vorgedrungen ist, und der Lungenhöhle, die sich inzwischen nach rechts verschoben hat, fixiert und gekennzeichnet. In diesem kompakten Zellenhaufen entsteht nun ein Längsspalt, ein Lumen, das als gemeinsame Anlage für die Höhlung der Kammer und der Vorkammer zu gelten hat. So ist das Herz ein dickwandiger Schlauch mit unregelmäßiger Begrenzung. Dadurch, daß sich seine Wände in der Mitte seiner Länge nach innen zu verdicken und hier das Lumen (bis zu gegenseitiger Berührung) einengen, entsteht das Septum, das Klappenventil zwischen Atrium und Ventrikel. Die Tätigkeit des Herzschlauchs scheint bereits vor der weiteren histologischen Differenzierung einzusetzen, denn bei Konservierung des Embryos in Pikrin-Schwefelsäure zeigt sich das Herz ohne Lumen in Systole, bei Sublimat dagegen mit weitem Lumen in Diastole, so wie frühes Pulsieren etwa von Joyeux-Laffuie bei *Oncidiella* beobachtet ist. Durch diese Aktion scheint das Pericard zu entstehen, indem die inneren, dem Lumen zunächst gelegenen Zellmassen durch ihre Kontraktion ein Losreißen von den äußeren, peripherischen Zellen, die sich an der Aktion nicht beteiligen, bewirken. Das geschieht an zwei getrennten Stellen, es bildet sich ein Spaltraum an der Kammer und einer an der Vorkammer, wohl Beweis genug für die unabhängige

und abwechselnde Kontraktion der beiden Herzhälften. Die Spalträume erweitern sich, indem innere Brücken zwischen der äußeren Lage, dem Pericard, und dem Herzen zerreißen, bis schließlich ein einheitlicher Herzbeutel sich ergibt. Das Mesoderm beteiligt sich in keiner Weise, seine Zellen bleiben gleichmäßig in der Leibeshöhle verteilt. Inzwischen vollzieht sich die histologische Differenzierung am Herzen, dessen Kammer nach der Schalentasche, dessen Vorkammer nach der Lungenhöhle gewendet ist. Die äußersten Zellen flachen sich ab und werden zum endothelialen Überzug des Herzens, die inneren strecken sich zu Muskelfasern. Der Vorgang eilt an der Kammer dem an der Vorkammer voraus, offenbar, weil die Kammer das tätigere Organ ist.

Meisenheimer sucht dann noch in der Literatur die mancherlei Angaben, die mit ihm in der Entstehung des Herzens vor dem Pericard in Einklang zu bringen sind, van Beneden und Windischman für *Limax*, Lereboullet für Limnaea usw. Rein ectodermale Herkunft von Herz und Pericard hat keiner der Vorgänger erkannt. Als wesentliches Ergebnis seiner Untersuchung ist noch zu betonen, daß die Ontogenie von *Limax* für die Deutung des Pericards als Coelom keinerlei Anhalt bietet.

Bei *Arion* nimmt P. Heyder scharf Stellung gegen Meisenheimers Darstellung. Die Deutung der gemeinsamen Herznierenanlage als mesodermal beruht nicht auf der Untersuchung von Anfang an, ist daher nicht beweiskräftig. Das Pericard aber soll bestimmt als Coelom entstehen, als Spaltraum in dem innersten Abschnitt des Zellhaufens. Darin entsteht nachträglich, also in umgekehrter Reihenfolge das Herz durch Einstülpung seiner Wand von links her. Die Einstülpung, die mit dem Blut- oder Hämolymphraum der Leibeshöhle frei kommuniziert, richtet sich quer nach rechts, bis ihr rechtes Blindende auf die Pericardwand stößt und mit ihr verschmilzt, womit die normale Querlage des Arionherzens erreicht ist. Der Pericardraum soll also keinesfalls durch nachträgliche Spaltung der Herzwand entstehen. Freilich gibt auch Heyder für *Arion* die Gewebsbrücken zwischen Herz und Herzbeutel zu, ohne eine Erklärung dafür zu finden.

Die *Limax*-Niere wurde vorhin bis zu dem Stadium verfolgt, wo sie ein geschlossenes Bläschen bildet (s. o.). Dazu kommt eine Ectodermeinsenkung, die Anlage des primären Ureters. Durch sie und die Lunge wird das Nierenbläschen nach innen gedrängt, unmittelbar unter dem Herzen. Nachdem die Uretereinstülpung weiter vorgedrungen ist und sich abgeplattet hat, treibt der bis dahin kompakte, etwa elliptische oder bohnenförmige Nierenschlauch zwei Äste, so daß er dreilappig aussieht, einen gegen den Herzbeutel, gegen den er nach entsprechender Verlängerung schließlich als Renopericardialgang durchbricht, den anderen gegen den primären Ureter. Jetzt erhält der Nierenschlauch ein entsprechend dreiästiges, spaltförmiges Lumen. Dann erfolgt der Durchbruch gegen den primären Harnleiter. Das Nierensäckchen erweitert sich zu einem weiten

Sacke, die Zellen seiner Wand nehmen unter Vakuolisierung ihre secretorische Tätigkeit auf, die Wand beginnt sich zu falten, ein Vorgang, der ja bis ins spätere Leben fortdauert und nach Krahelska selbst durch die Winterruhe nicht unterbrochen wird (s. S. 409 ff). Inzwischen wird durch die weitere Einrollung des Mantelrandes zur Mantelhöhe die äußere Öffnung des abgeplatteten primären Harnleiters nach innen und auf die Niere hinaufgeschoben, der sich der Harnleiter unter Verdrängung von Mesodermmaterial immer dichter anschmiegt. Die Verbindung seiner Öffnung nach außen wird durch eine Rinne bewerkstelligt, die sich durch allmähliche Überbrückung zum sekundären Harnleiter schließt, wie ja dieser Hergang seit Braun und Behme nicht nur in seinen individuellen Entwicklungsstadien, sondern in seiner Fixierung nach Gattungen und Arten der Stylommatophoren öfters geschildert worden ist.

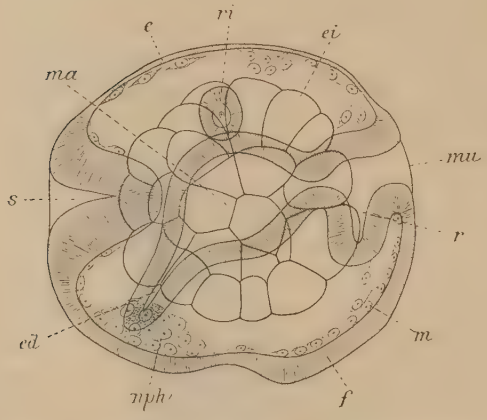
Etwas abweichend sind wieder Heyders Angaben für *Arion*. Die Niere soll nicht erst einen Zipfel gegen das Herz zu treiben, der zum Renopericardialgang wird, sondern der Zusammenhang zwischen Pericard und Nephridium entsteht von Anfang an als eine Zellbrücke, die bald ein Lumen gewinnt, wie ja beide Organe aus derselben Anlage hervorgehen. Dann öffnet sich die Niere gegen den primären Ureter. Der sekundäre, ebenfalls zuerst als Rinne angelegt, die sich von innen her überbrückt, gehört zur Mantelhöhle. Die Verschiebungen weichen natürlich nicht unwesentlich von denen bei *Limax*, *Helix* usw. ab, entsprechend der eigenartigen Topographie der Arioniden. Die Niere bildet zwei Schenkel, die das Herz umgreifen und nachträglich links verschmelzen, der Lunge ähnlich. Nachdem in der Niere und dann im Ureter Falten aufgetreten sind und die Oberfläche vergrößert haben, beginnt in jener die Vacuolisierung des Epithels, in diesem die Ausbildung der Calottenzellen.

Planorbis corneus nach Pötsch (XLIV 4 und 5).

Nachdem sich das durch Dotterkörnchen gekennzeichnete Urmesoderm in zwei Mesodermstreifen von etwa acht Zellen zu beiden Seiten des Ur- und Enddarms geteilt hat, scheint links, wie oben erwähnt, eine Zelle aus dem Ectoderm einzusinken. Wenn ihr Reichtum an Dotterkörnchen gegen ihre ectodermale Herkunft spricht, so zeigen doch auch einige Zellen, die dazu symmetrisch auf der rechten Seite im Epithel liegen bleiben, nahezu dasselbe Aussehen, so daß jene Zelle wohl als ectodermal zu deuten ist. Bei weiterer Teilung der Mesodermstreifen löst sich der rechte allmählich ganz in Mesenchym auf, der linke dagegen nur in der vorderen Hälfte; hinten bleibt eine kompakte Gruppe, die sich aber an der Stelle, wo jene Zelle einwanderte, dem Epithel so dicht anschmiegt, daß sich über den ecto- und mesodermalen Anteil nichts entscheiden läßt, um so weniger, als der Reichtum der Dotterkörnchen im Mesoderm immer mehr abnimmt. Es ist die gemeinsame Herznierenanlage, die immerhin noch histologisch von der Nachbarschaft scharf geschieden ist.

Der Zellhaufen verhält sich nun zunächst genau wie bei *Limax*, der untere, aus größeren Zellen gebildete Teil formiert sich zum anfangs kompakten Nierenbläschen, welches den oberen Teil, die Herzanlage, schräg nach oben durch die Leibeshöhle vor sich hertreibt. Am unteren Ende bildet das Ectoderm auch hier eine kurze Einstülpung, die Anlage des primären Ureters, der hier allein vorhanden ist. Das Nierenbläschen streckt sich in die Länge und bekommt dann ein geringes Lumen, das von der Mitte ausgeht und nach beiden Seiten fortschreitet. Sobald es unten angekommen ist, findet der Durchbruch zwischen der kurzen Uretereinstülpung und der Niere statt, so daß das Epithel glatt von dem einen in die andere übergeht. Entsprechend am oberen Ende, wo der Renopericardialgang durchbricht, unter Bildung starker Cilien, die als Wimperflamme in den Gang hineinschlagen. Inzwischen hat die Dehnung den Nierenschlauch in eine Windung gelegt. Die weitere Differenzierung beruht in der Erweiterung des oberen Abschnittes zur Urinkammer, unter gleichzeitiger Vakuolisierung seines Epithels und Faltenbildung. Mit der Verschiebung des Intestinalsacks und der Vertiefung der Mantelhöhle rückt die äußere Nierenöffnung in diese und mit ihr nach vorn.

Fig. 232.



Embryo von *Planorbis corneus* mit gemeinsamer Primitivanlage von Niere, Pericard und Herz. *e* Ektoderm. *ed* Enddarm. *ei* Eiweißzellen. *f* Fuß. *m* Mesoderm. *ma* Magen. *mu* Mund. *nph* Nieren-Pericard-Herz-Anlage. *r* Radulatasche. *ri* Riesenzelle der Urniere. *s* Schalendrüse. Nach Pötsch.

Die Bildung der Niere ist soweit die gleiche, wie bei *Limax*. Der Unterschied liegt im Harnleiter, wie es bereits die Anatomie ergab. Der Ureter aber wird beeinflußt durch die Unterschiede in der Lungeneinstülpung.

Differenzen finden sich auch beim Herzen. Hier kann man kaum von einem zeitlichen Unterschied zwischen der Anlage von Herz und Pericard reden, noch weniger die funktionelle Abhängigkeit der Entstehung erkennen. Das Herz entsteht vielmehr nicht als Schlauch oder Strang, der sich im Innern aushöhlt, sondern als eine Rinne in oder auf dem lockeren Zellhaufen, eine Rinne, die an beiden Seiten nach der Leibeshöhle zu weit offen steht und sich nach der Mitte, d. h. der Grenze zwischen Kammer und Vorkammer zu sich verengt. Die Wände der Rinne erheben sich als Falten, die einander sich nähern, sich berühren

und zum Rohr schließen, so daß jetzt ein sanduhrartiges Lumen vorhanden ist. Bevor der Abschluß erreicht ist, ist das Pericard als ein einheitliches Bläschen aufgetreten neben der künftigen Grenze zwischen Atrium und Ventrikel, immer auf der Seite des Eiweißsackes. Von hier dehnt sich das Bläschen aus und wächst oben über diese Grenze hinweg und um das Herz herum, bis es sich zum Ringe schließt. Die Differenzierung der Herzanlage zu Endothel und Muskulatur geschieht wie bei *Limax*. Das ganze Herz erscheint aber viel zarter und dünnwandiger und deshalb kaum aktionsfähig auf den Anfangsstadien. Eine Grenze zwischen diesen lockeren Zellen und dem Mesenchym ist nicht mehr zu ziehen. Die Drehung ist die gleiche wie bei *Limax*, natürlich nach links statt nach rechts.

Pötsch will die Herzbildung von *Planorbis* als eine Zwischenstufe zwischen der von *Limax* und der von *Paludina* aufgefaßt wissen. Bei jenem entsteht zuerst das Herz und dann das Pericard, bei *Planorbis* legen sich beide gleichzeitig an, bei *Paludina* soll nach Erlanger zuerst ein doppeltes Pericard vorhanden sein, rechts und links. Erst nachdem beide verschmolzen, soll sich das Herz herausschälen.

Mir erscheint der Hergang bei *Limax* als der ursprünglichste, mindestens als der verständlichste, dessen einzelne Phasen sich physiologisch funktionell auseinander ergeben und daher wohl das erste Anrecht haben, auch phylogenetisch gedeutet zu werden, wenigstens von dem Moment an, wo der innere Abschnitt des Zellhaufens sich zum Herzschlauch aushöhlt.

Betreffs der Niere von den Oncidiiden ist darauf hinzuweisen, daß Joyeux-Laffuie beim Embryo von *Oncidiella celtica* den wimpernden Renopericardialgang entstehen, aber auch wieder obliterieren sah. Hier muß wohl eine Unsicherheit der Beobachtung angenommen werden, da er auch bei der erwachsenen über die Pallialorgane, zumal die Lunge, nicht ganz ins Reine kam.

Die Zusammenfaltung des Ureters bei *Vaginula* beobachteten Sarasins (vgl. o. S. 286). Ähnliche Vorgänge müssen wohl bei den Janelliden u. a. angenommen werden; jedenfalls bleibt es vorläufig ganz dunkel, ob deren komplizierte Ausfuhrwege ganz auf den primären Ureter zurückgehen, oder ob sich ein sekundärer beteiligt. Die Divertikel, die sie aussenden, könnte man vielleicht zu solchen Bildungen in Parallele setzen, wie sie Gegenbaur an der Urniere von *Limax* beobachtete.

Larvenherz.

Fol beschreibt bei *Helix* ein Larvenherz, das den Nacktschnecken, *Limax* und *Arion*, fehlen soll. Es entsteht an der Bauchseite in der Nachbarschaft des Afters als eine ovale Vorwölbung, die allmählich nach rechts in die entstehende Lungenhöhle rückt. Das Epithel verdickt sich, das darunter liegende, aus Sternzellen gebildete Mesenchym wird unter, Streckung der Zellen muskulös. Es setzen regelmäßige Pulsationen ein,

die noch anhalten, nachdem schon das benachbarte definitive Herz zu schlagen bgonnen hat. Bald darauf erlöschen sie. Das Verhältnis dieses provisorischen Organs zum definitiven bleibt aufzuklären. Ist es ausgeschlossen, daß hier Ventrikel und Atrium zeitlich und örtlich getrennt sich anlegen?

10. Das Blutgefäßsystem.

Eine genaue Durcharbeitung steht noch aus. Fol gibt an, daß bei den Basommatophoren die Aorta als Verlängerung des Ventrikels entsteht. Sarasins beschreiben zwei Blutgefäße im Fuße von *Helix Waltoni*, die einerseits zur Podocyste, andererseits vom Fußrücken, von da zum Gehirn und schließlich zur Fußsohle ziehen. Die genauesten Angaben macht Meisenheimer bei *Limax*. Danach wird zunächst der Fuß dorsalwärts von einem geräumigen Blutsinus durchzogen, vorn bis zur Nackenblase, hinten bis zur Podocyste, oben bis zur Schalendrüse. Er ist die erste Anlage des Venensystems und löst sich unregelmäßig in die Lücken des Mesenchyms auf.

Etwas bestimmter grenzen sich früh die Arterien ab, da sie vom Mesenchym aus eine feine Wandung erhalten. Zuerst tritt jederseits im Fuß ein Gefäß auf. Hinten gehen beide in die Hämolymphräume über, vorn vereinigen sie sich über der Fußdrüse. Das gemeinsame Gefäß zieht rechts zwischen Pedal- und Visceralganglien hindurch und wendet sich nach links oben zur Herzkammer. Hiermit haben wir die Arteriae pedales und die Aorta cephalica.

Auffallend ist der Umstand, daß diese Kopfaorta auf jüngeren Stadien stets mit dem Lungengefäß, aus dem das Atemnetz hervorgeht (s. o. Lunge), in weiter Kommunikation steht. Meisenheimer schließt daraus, daß der Kreislauf noch wenig geordnet sein kann, schon wegen der starken Beteiligung der pulsierenden Podocyste. Vermutlich kommt der Tatsache eine tiefere Bedeutung zu. Wenigstens liegt die Annahme nahe, daß die Verhältnisse von *Paralimax* u. a., wo die Kopfaorta eine Strecke weit innig mit dem Diaphragma verschmilzt (s. S. 468), aus jener embryonalen Kommunikation durch nachträgliche Abtrennung und Ausbildung einer horizontalen Scheidewand sich erklärt. Das aber würde diesen kaukasischen Nacktschnecken und den beschalten Formen, die sich ebenso verhalten, zum mindesten in dieser Hinsicht einen besonders altertümlichen Rang anweisen.

Bisweilen sieht man von der Wurzel der großen Aorta am Herzen ein schwächeres Gefäß zur Intestinalmasse ziehen, den Beginn der Arteria visceralis. Auf ganz jungen Stadien geht indes nur ein großes Gefäß vom Herzen nach unten, um sich bald im Mesenchym aufzulösen Ja die in den Vorhof mündende Lungenvene besteht noch sehr lange einfach aus den benachbarten Lymphräumen, ohne festere Abgrenzung, entsprechend den Verhältnissen, die bei manchen Formen die bleibenden sind.

11. Die Genitalorgane.

Die Genitalorgane treten relativ spät auf, zum mindesten kann von einer frühzeitigen Ausschaltung und Determination der Urgeschlechtszellen bei der Furchung keine Rede sein. So ist es gekommen, daß die meisten Arbeiten, die von der Furchung ausgehen, gar nicht bis zur Untersuchung der Genitalanlage vordringen. Wir haben vielmehr besondere Abhandlungen zu verfolgen, die das Thema gesondert vornehmen. Sie liegen weit genug zurück, Eisig über *Limnaea* 1867, dann namentlich Rouzaud über die Stylommatophoren 1885, ebenso Brock, ich, Schiemenz, dazu Bemerkungen von Semper, und alle diese überholt und kritisch beobachtet durch Klotz an *Limnaea* 1888, Ancel 1902, dazu gelegentliche Bemerkungen in allgemeinen Ontogenien, worunter besonders die von P. Heyder bemerkenswert sind. Ein gut Teil der Argumente, die in diesen Arbeiten vorgebracht werden, stützt sich auf normale oder individuelle teratologische Vorkommnisse an erwachsenen, und es bleibt in erster Linie zu prüfen, wie sich die an solchen gewonnenen Ergebnisse zu den embryologischen stellen. Da ist aber in erster Linie eine erfreuliche Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen der Embryologie und den Schlüssen, welche im morphologischen Teil gezogen wurden (s. S. 640), zu betonen, freilich nur im allgemeinen und noch ohne Einheitlichkeit.

Eisig war bereits auf dem richtigen Wege, als er für den Penis, den Spermoviduкt und die Zwitterdrüse je eine besondere Anlage annahm, nur bleibt die Herkunft der drei Anlagen noch unsicher genug. Rouzaud läßt den Penis als eine seitliche Knospe des Genitalganges entstehen, die bei *Limnaea* nachträglich abwandert nach vorn. Im übrigen leitet er den ganzen Apparat als bourgeon primitif einheitlich vom Ectoderm ab, während Brock den Geschlechtsgang gesondert von der Zwitterdrüse entstehen läßt und beide, mindestens aber die letztere, durch einen Pigmentüberzug abgesetzt, auf das Mesoderm zurückführt. Über die Verbindung der getrennten Stücke, die Frage, ob der Geschlechtsgang zunächst als solider Strang oder als Rohr entsteht, gibt es weitere Differenzen.

Die Penisanlage entsteht nach Klotz unmittelbar hinter der Basis des rechten Tentakels als eine Einstülpung bereits bei Embryonen von *Limnaea ovata*, die zum Ausschlüpfen noch nicht reif sind. Die Einstülpung richtet sich etwa gegen das rechte Cerebralganglion. Derselbe Zellstrang, aus dem Opticus und Tentakelnerv hervorgehen, scheint auch den Penisnerven zu liefern. Bald erfolgt durch innere Faltenbildung eine Gliederung des Penis in den von Eisig sogenannten großen und kleinen Schlauch samt der Glans. Zu dieser Penisanlage gehört das Vas deferens, soweit es distal in der Leibeshöhle liegt. Der proximale Teil, der im Integument verborgen ist, scheint durch Abschluß einer Samenrinne zu entstehen.

Der Spermoviduktk fand sich auf den frühesten Stadien als ein hohler Schlauch etwa an der Stelle, die er später einnimmt. Da der Zylinder distal noch nicht bis zur Verbindung mit dem Epithel zu verfolgen war, sondern sich vorher in einiger Entfernung von dem künftigen weiblichen Porus verlor, muß er nach Klotz wohl mesodermalen Ursprungs sein, wie gleiches Brock für *Agriolimax agrestis* behauptet. Rouzaud, welcher ihn aus dem Ectoderm ableitet, hat nach Klotz sicher nicht hinlänglich frühe Stadien vorgehabt. Proximal soll der einfache Spermoviduktschlauch noch das untere Ende des Zwitterganges ergeben, das sich aber ähnlich, wie das distale Ende, im Mesenchym verlor, also nicht mit der Zwitterdrüse in Kommunikation stand.

Als dritter Abschnitt tauchte bei dem gleichen Embryo von *Limnaea* die Zwitterdrüse auf, nebst dem proximalen Teil des Zwitterganges, dessen vorderes Ende sich wieder im Mesenchym verlor, ohne das distale, das mit dem Ovidukt zusammenhing, zu erreichen. Die Zwitterdrüse, bei *Agriolimax* mit Pigmenthülle, bei *Limnaea* ohne solche, hat somit gleichfalls mesodermalen Ursprung, und manche Autoren nehmen an, daß sie aus demselben Haufen von Mesodermzellen hervorgeht, aus dem auf der anderen Seite die gemeinsame Anlage von Herz und Niere sich bildet (s. o.).

Es ist somit leider auch von Klotz die erste Anlage der Zwitterdrüse nicht gefunden, so wenig wie die des Spermovidukts. Auch Ancel sah bei der Weinbergschnecke die Zwitterdrüse erst wenige Tage vor dem Ausschlüpfen entstehen als einen Zellhaufen im Mesoderm, erst rundlich, dann verlängert und mit dem Zwittergang sich vereinigend. Beide bekommen gleichzeitig ein Lumen, die Drüse schwillt zu einer Blase auf, d. h. zum ersten Acinus, der mit einem einschichtigen Keimepithel ausgekleidet ist (das weitere s. o.). Die Schlüsse über die Herkunft kommen über eine gewisse Wahrscheinlichkeit nicht hinaus, sicher scheint nur die Sonderung der Genitalanlage in drei unabhängige Bezirke zu sein, nebst der nachherigen Verbindung, die sich aus dem zwischenliegenden Mesenchym herausschält.

Ebenso fehlt es noch an einer genauen Durcharbeitung der Gliederung im einzelnen, z. B. der Vesicula seminalis. Klotz schildert nur die Faltenbildung im Ovidukt, aus der schon frühzeitig bei den Basommatophoren die Zerlegung des einheitlichen Spermoviduktschlauchs in Ovidukt und Prostata sich herleitet; sie bleibt bei den Stylommatophoren natürlich nur unvollständig, so daß diese auch in dieser Hinsicht wieder auf einer primitiven Stufe stehen bleiben, daher auch Rouzaud die Basommatophoren von den Stylommatophoren abstammen läßt und nicht umgekehrt.

Auf einer ähnlichen, späteren Spaltung soll die Abtrennung der Bursa copulatrix beruhen.

Brock hat sich wohl bei der Ackerschnecke insofern geirrt, als er den Penis nicht als einheitliche getrennte Knospe, sondern als die erste

Erklärung von Tafel XLI.

Aus der Ontogenese von Physa fontinalis.

Violett: primäres Mesoderm, rot: die großen Blastomeren (Macromeren) des secundären Mesoderms, grün: die ersten kleinen Blastomeren (Micromeren) des secundären Mesoderms.

Fig.

1. 78-Zellenstadium, vom vegetativen Pol aus. Das secundäre Mesoderm in zweiter Teilung begriffen. Zweite Teilung des vierten Quartetts.
2. Optischer Querschnitt durch ein 125-Zellenstadium, um die Lage des primären und secundären Mesoderms zu zeigen. Die vier Macromeren des ersteren in Teilung begriffen. Zwischen den Zellen des secundären treten radiale Spalten auf.

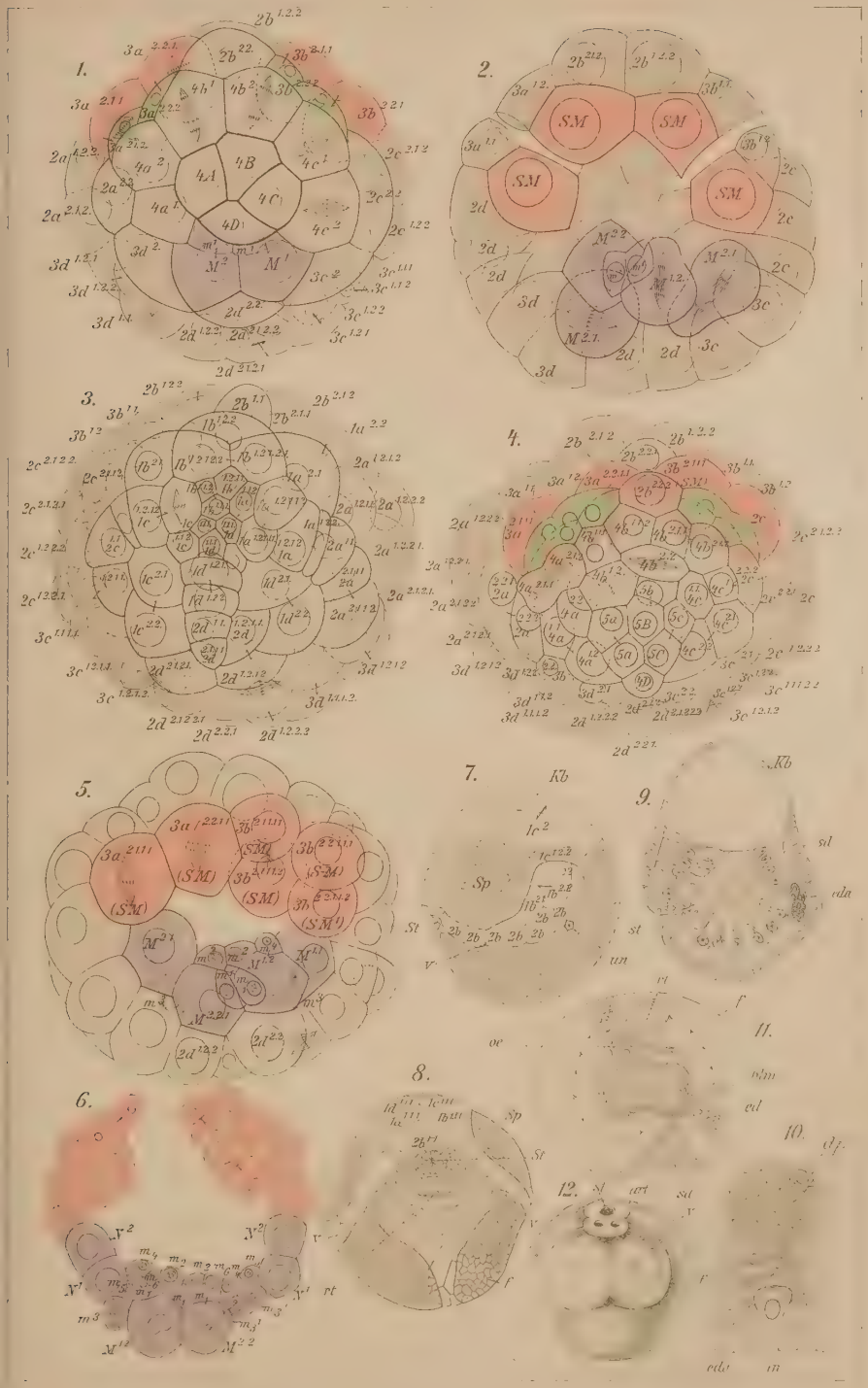
3—5. 134-Zellenstadium.

3. Animale Hälfte. Beginn der Längsteilung der Kreuzarme von den Basalzellen aus. Einsinken der Apicalrosette. Das Kreuz zählt 25 Zellen. An der Peripherie Teilungen im zweiten und dritten Quartett.
4. Vegetative Hälfte. In der Entodermplatte dritte Teilung der Zellen des vierten Quartetts; Teilung der Macromeren ($3a^{2111}$ und $3a^{2211}$) des secundären Quartetts.
5. Dasselbe. Optischer Querschnitt, mit Teilungen in beiden Mesodermanlagen.
6. Mesoderm bei Beginn der Gastrulation. Entstehung des siebenten Micromerenpaares. Das dritte (m_3) in Teilung begriffen.

7 und 8. Embryo mit angelegter Schalendrüse und Radulatasche.

7. Seitenansicht. Zusammensetzung des Velums.
8. Ventralansicht. *f* Fuß. *rt* Radulatasche. *sp* Scheitelplatte. *St* Stomatodaeum. *un* äußere Öffnung der Urniere. *v* Velum.
9. Embryo mit hoher Kopfblase, von links gesehen. *eda* Enddarm. *kb* Kopfblase. *sd* Schalendrüse. *St* Stomatodaeum.
10. Von demselben Embryo die Gegend des Enddarms von hinten, stärker vergr. *an* Analzelle. *dp* Darmplatte. *eda* Enddarm.
11. Embryo von rechts. *blm* Magenblindsack. *ed* Enddarm. *f* Fuß. *oe* Oesophagus. *rt* Radulatasche. *sd* Schalendrüse.
12. Embryo mit erster Anlage der paarigen Radulatasche außerhalb der primären Mundhöhle, von unten gesehen. *art* Anlage der Radulatasche. *f* Fuß. *st* Stomatodaeum. *v* Velum.

Nach Wierzejski.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith Anst v. E.A Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel XLII.

Ontogenese.
Nuchalzellen. Fußdrüse. Urniere.

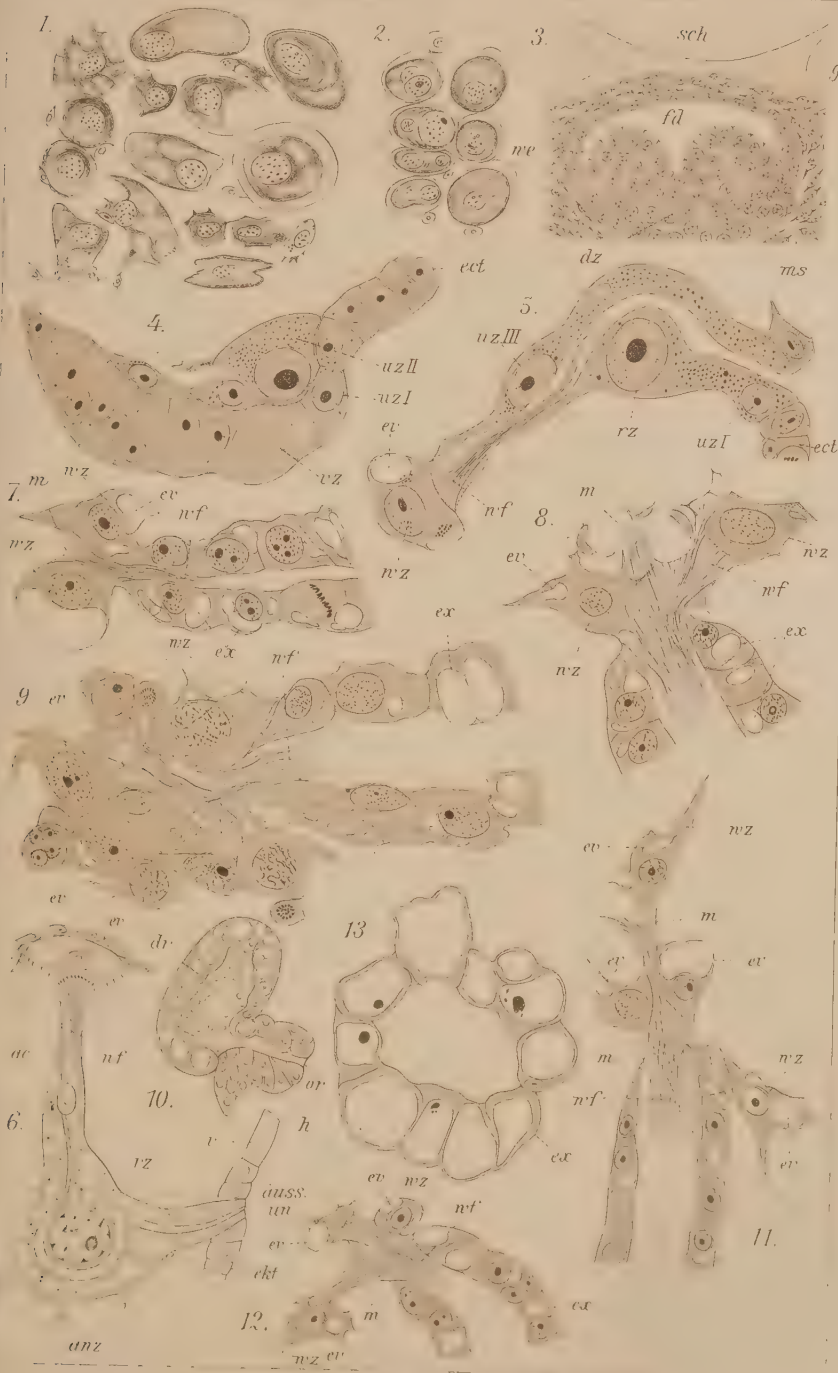
Fig.

1. Nuchalzellen von *Physa fontinalis*, beim Beginn der Rückbildung.
2. Dieselben, gegen Ende der Rückbildung.
3. Querschnitt durch die Fußdrüsenanlage von *Limax agrestis*. *dz* Zellen, aus denen vermutlich die Drüsenzellen hervorgehen. *fd* Lumen der Fußdrüse. *g* untere Schlundganglien. *ms* indifferentes Mesenchym. *sch* Schlundkopf. *we* Anlage der Wimperwülste.

4 und 5. Urniere von *Ancylus fluviatilis*.

4. Junges Entwicklungsstadium. *ect* Ectoderm. *ux I*, *ux II* Urnierenzellen. *vz* Velarzellen.
5. Ausgebildeter Zustand. Erklärung wie in Fig. 4; dazu *ev* Endvacuole. *rz* Riesenzelle (= *ux II*). *wf* Wimperflamme. *wz* Wimperzelle.
6. Urniere von *Physa fontinalis*. Erklärung wie vorher; dazu *äc* äußere Cilien. *anz* Anheftungszellen. *un* äußere Öffnung der Urniere.
7. Inneres Ende der Urniere von *Succinea Pfeifferi*. Erklärung wie vorher; dazu *ex* Excretionsvacuolen des Urnierenrohres. *m* Membran, von der die Wimperflamme ausgeht.
8. Inneres Ende der Urniere von *Helix lapicida*. Erklärung wie vorher; dazu *m* Membran des Wimperapparates.
9. Dasselbe von *Helix pomatia*.
10. Dasselbe von *Helix Waltoni*. *dr* Drüsenzellen. *h* Hügel kleinerer Zellen. *or* innere Öffnung der Urniere (Membran?).
11. Dasselbe von *Arion empiricorum*. Erklärung s. Fig. 5—9.
12. Dasselbe von *Limax agrestis*.
13. Querschnitt des in Zerfall begriffenen Urnierenrohres von *Limax maximus*.

Fig. 1, 2 und 6 nach Wierzejski, 3 nach Brock, 4, 5. 7—9. 11—13 nach Meisenheimer, 10 nach Sarasin.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel XLIII.

Ontogenese.
Aus der Entwicklung von Limax maximus.

Fig.

1 und 2. Gastrula.

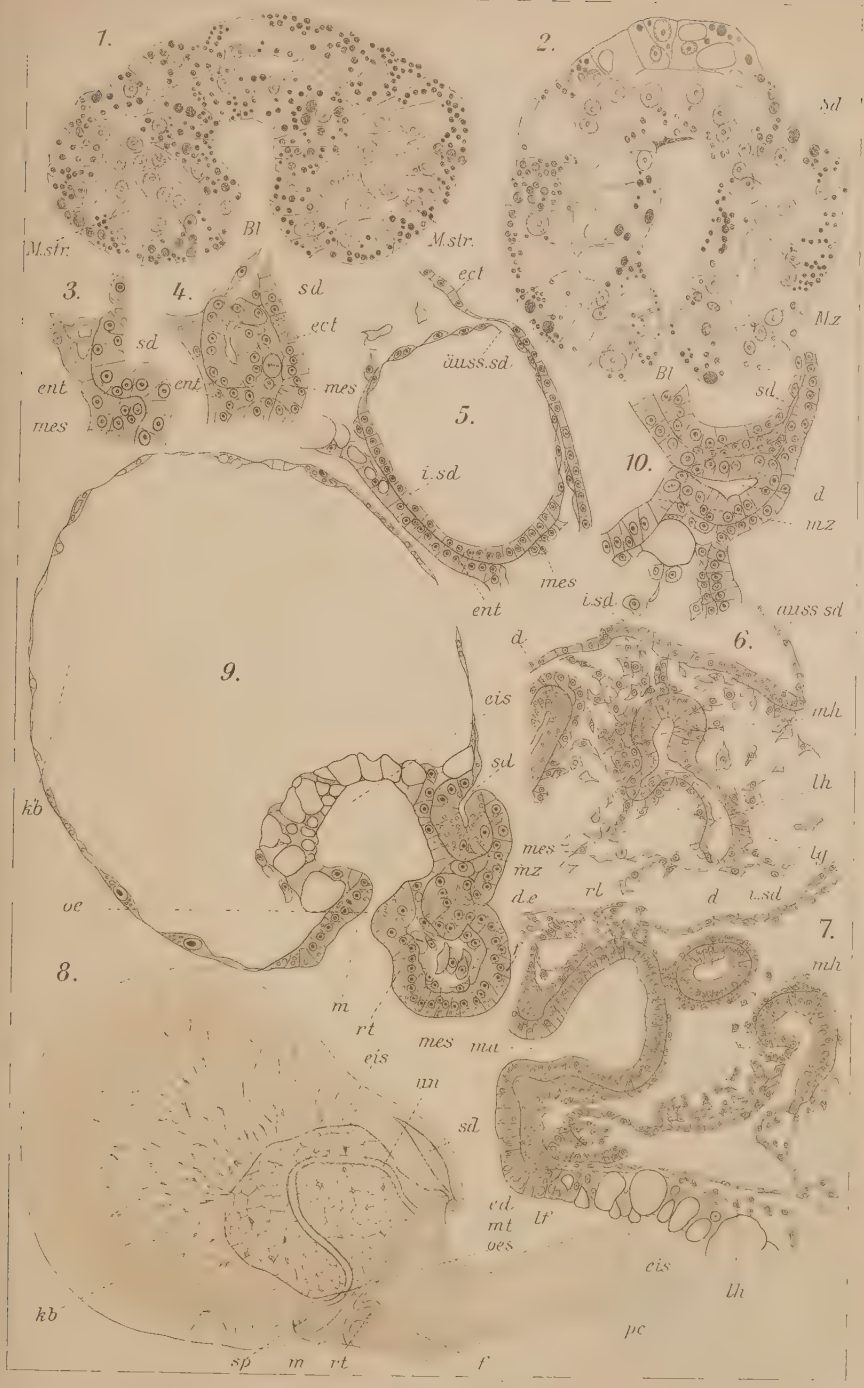
1. Querschnitt durch den vorderen Teil einer jungen Gastrula. *Bl.* Blastoporus. *M. str.* Mesodermstreifen.
2. Sagittalschnitt durch eine weit ausgebildete Gastrula. Blastoporus sehr verengt. Erste Anlage der Schalendrüse. *Mx* Mesodermzellen. *sd* Schalendrüse.

3—5 Sagittalschnitte durch die Schalendrüse in den verschiedenen Abschnürungsstufen, zuletzt mit abgeflachtem Deckenepithel. *äuss. sd* äußeres Epithel der Schalendrüse, an der Decke *ect* Ectoderm. *ent* Entoderm. *isd* inneres Epithel der Schalendrüse, am Boden. *mes* Mesoderm. *sd* Schalendrüse.

6 und 7. Anlage der Lungenhöhle.

6. Sagittalschnitt
7. Frontalschnitt. *d* Darm. *cis* Eiweißsack. *isd* inneres Epithel der Schalendrüse. *lf* Lungenfalten. *lg* Lymph- oder Blutgefäße. *lh* Lungenhöhle. *ma* Magen. *mes* Mesoderm. *mh* Mantelhöhle. *rl* rechte Leberanlage.
8. Totalansicht eines Embryos mit angelegter Podocyste, von links. Erklärung wie vorher; dazu *ed* Enddarm. *f* Fuß. *kb* Kopfblase. *m* Mund. *mt* Mantel. *oes* Oesophagus. *rt* Radulatasche. *sp* Scheitelplatte. *un* Urniere.
9. Sagittalschnitt durch einen Embryo. Erklärung wie vorher; dazu *d. e* Enddarmeinstülpung. *mx* Magenzellen.
10. Aus einem Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo, an dem sich die Enddarmeinstülpung vom Ectoderm gelöst und mit dem Entoderm verbunden hat.

Nach Meisenheimer.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel XLIV.

Ontogenese.
Embryonen und Organanlagen.

Fig.

1 und 2. Embryonen von *Vaginula boviceps*.

1. Von rechts.

2. Von unten, etwas von rechts. *ah* Atemhöhle (Kloakenöffnung). *fcr* Fußcrista. *fu* Furche. *kwc* wimpernde Kopfcrista. *ml* + *ut* Mundlappen + unteres Tentakel. *mo* Mundöffnung. *mw* Mantelwulst. *o* Auge. *om* Ommatophor. *spf* Sinnespfanne. *ww* Wimperwulst.

3. Schnitt durch die Herzanlage von *Limax maximus*. *isd* inneres Epithel der Schalentasche. *h* Herzkammer. *lh* Lungenhöhle. *n* Niere. *pk* Pericard. *sept* Klappenanlage zwischen Kammer und Vorkammer. *vh* Vorkammer.

4 und 5. Schnitte durch die Herznierenanlage von *Planorbis corneus*.

4. Jüngeres Stadium.

5. Etwas älteres Stadium. *e* Ectoderm. *ei* Eiweißzellen. *h* Herz. *mch* Mesenchym. *n* Niere. *nph* Nieren-Pericard-Herzanlage. *p* Pericard.

6. Sagittalschnitt durch den Schlundring eines *Limax*-Embryos. *ab* Abdominalganglion. *buc* Buccalganglion. *ceb dx* rechtes Cerebralganglion. *ceb.pd* Cerebropedalconnectiv. *ocy* Statocyste. *oe* Oesophagus. *rad* Radulascheide.

7. Cerebraltuben von einer Hälfte eines Embryos von *Helix Waltoni*. *cgl* Cerebralganglion. *ct* Cerebraltuben.

8 und 9. Längs- und Querschnitt durch Hautsinnesorgane von *Limax maximus*.

8. Vom Fuß.

9. Aus einem Cerebraltubus. *cx* Zentralzelle. *ep* Epithel. *sg* Sinnesgrube. *st* Stiftchenzelle. *stx* Stützzelle.

10—12. Verschiedene Entwicklungsstufen der Statocyste von *Limax maximus*.

10. Einwucherung vom Ectoderm aus.

11. Abrundung zum kompakten Haufen.

12. Mit Lumen. *ep* Epithel. *mes* Mesoderm. *ot* Statocyste.

13—16. Verschiedene Entwicklungsstufen des Auges von *Limax maximus*.

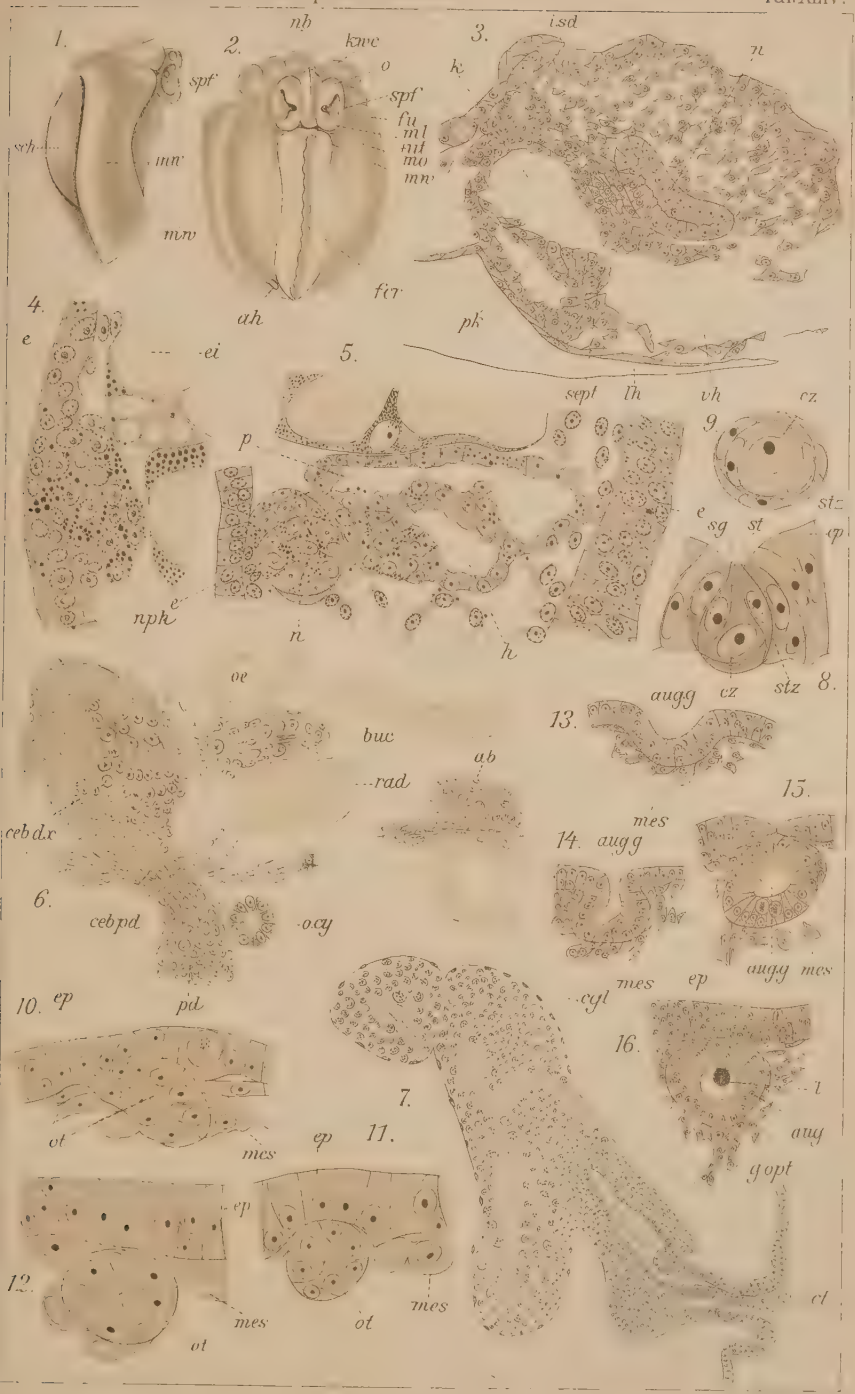
13. Flache Grube.

14. Vertiefter Becher.

15. Der Abschluß zur Augenblase nahezu vollendet.

16. Der Abschluß vollendet. *ep* Epithel. *g. opt* Ganglion opticum. *l* Linse. *mes* Mesoderm. *aug. g* Augengrube.

Fig. 1, 2, 7 nach P. und F. Sarasin. Fig. 3, 8—15 nach Meisenheimer. Fig. 4 und 5 nach Poetzsch. Fig. 6 nach Henchman.

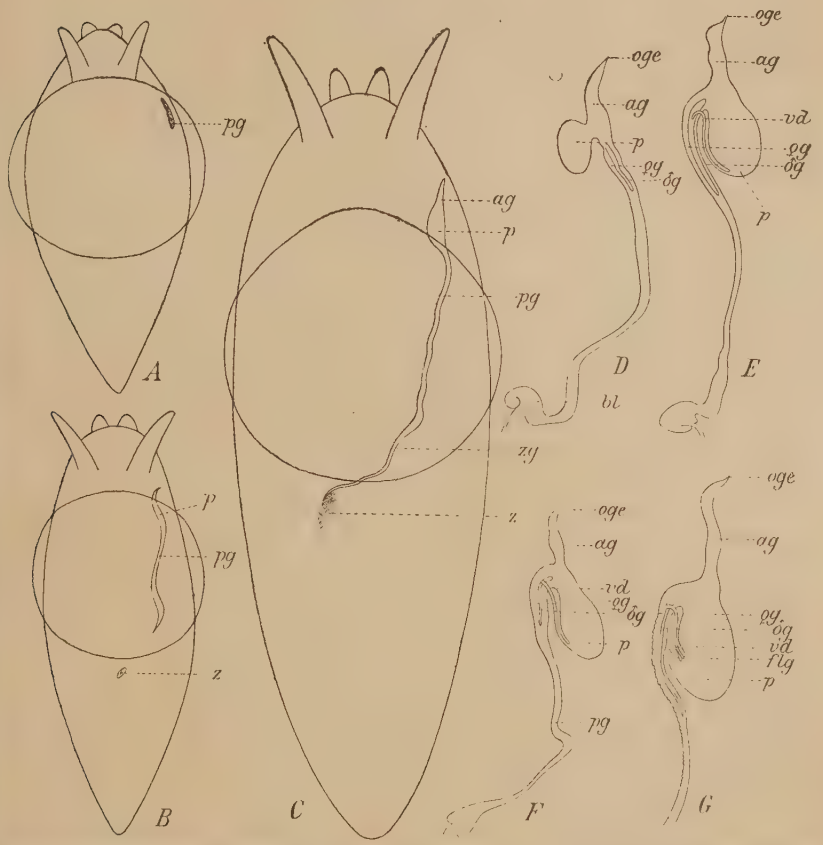


C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith Anst v. E.A Funke Leipzig

Verdickung des Genitalschlauchs auffaßt; sie soll sich erst nachträglich ablösen, zur Seite wenden und aus dem Blindende das Vas deferens hervorwachsen lassen, das sich dann nachträglich mit dem Spermovidukt verbände. Sehr merkwürdig klingt seine Schilderung von dessen Schick-

Fig. 233.



Entwicklung der Genitalorgane von *Limax agrestis*. In *A* sind nur die Geschlechtswege, in *B* ist auch die Gonade sichtbar, in *C* sind beide zusammengeschlossen. *D—G* zeigt die Ausbildung der Endwege, die Spaltung in einen weiblichen und einen männlichen Gang (*g*), von denen der letztere nach Fertigstellung des Samenleiters wieder verschwindet. *ag* Atrium genitale. *oge* Äußere Geschlechtsöffnung. *p* Penis. *gp* Spermoviduct. *vd* Samenleiter. *z* Zwitterdrüse. Nach Brock.

salen, die sich indes auf genaue Zergliederung gründet. Danach soll sich der untere Abschnitt des Schlauchs, oberhalb des abgelösten Penis in einen weiblichen und einen männlichen Schlauch spalten, die beide in die untere Hälfte des Penis münden. Nachdem sich das Vas deferens mit dem weiblichen Schlauch verbunden hat, soll der männliche obliterieren und schwinden. So unwahrscheinlich das anmutet, so vortreff-

lich paßt es auf die morphologischen Verhältnisse von *Limacopsis*, bei der ein kurzer weiter männlicher Gang das Sperma in die Basis des Penis leitet, welcher kein Vas deferens hat herausprießen lassen (s. S. 541). Somit liegt es nahe, in dieser Gattung eine der Grundformen zu erblicken.

Rouzaud, der seine ontogenetischen Befunde zugleich auf eine gute Bearbeitung einiger ausgebildeter Genitalien stützt, von *Xesta*, *Buliminus* u. a., kommt doch zu keiner durchgreifenden und einheitlichen Deutung, da er die Verwechslung begeht, daß er die Pfeildrüse von *Buliminus* für einen sekundären, supplementären Penis hält. Entsprechend deutet er ihre Anlage, bei der es allerdings auffällt, daß sie sich eng an den Penis hält, was ihrer definitiven Lage entspricht. Unter entsprechenden Korrekturen kann man seiner Arbeit einige wichtige Daten entnehmen, das relativ späte Herausprießen des Pfeilsacks, die Entstehung der fingerförmigen Drüsen aus einem Ringwulst an seiner Basis u. dergl. Der Teil des Samenleiters, der aus dem Penis herauswächst, scheint den Epiphallus zu ergeben, während das einfache, proximale Vas deferens aus der Spaltung des Primitivschlauchs hervorgeht. Die Anlage aller einzelnen Teile des Genitalapparates ist vollendet, wenn die Schnecke den dritten Teil ihrer Größe erreicht hat. Nachher kommt nur noch die Entfaltung und Schwellung. Die Drüsen des Eileiterteils am Spermoviduk entstehen in geschlossenen Follikeln und brechen erst zuletzt durch, wenn die Fortpflanzung im Gange ist. Bei den Drüsen des Pfeilsacks treten Vereinfachungen ein, die niederen Zellen sind die sekundär erworbenen.

Das Flagellum ist nach den verschiedenen Autoren eine einfache Knospe oder Ausstülpung des Penis, so gut wie das Vas deferens oder der Epiphallus, mit dem man es wohl auf die gleiche Stufe stellen kann als homolog. Daraus würde sich ohne weiteres auch die gleiche Beteiligung beider Organe, Epiphallus und Flagellum, an der Spermatophorenbildung erklären.

Heyder hat zwar nur das Ende der Genitalwege in seiner Anlage verfolgt bis zur Teilung in zwei Gänge, aber seine Angaben sind in doppelter Hinsicht wichtig, einmal weil sie den Genitalschlauch als ektodermale Einstülpung kennzeichnen und zweitens, weil diese Einstülpung, in ursprünglichster Lage, unmittelbar von der Mantelhöhle ausgeht.

Für die Soleoliferen liegen wenigstens einige Angaben vor. Beim Embryo von *Oncidiella* sah Joyeux-Laffuie die Zwitterdrüse sich als einen ähnlichen Zellhaufen anlegen wie das Nephridium. Später rückt er weiter ins Innere. Erst nach dem Ausschlüpfen scheinen sich die Genitalwege zu bilden, anscheinend aus einer zweiten ektodermalen Einstülpung, wenn wir die Anlage der Gonade als erste deuten dürfen. Die nach dem Innern rückende Zwitterdrüse soll gestielt sein, d. h. es würde sich bereits die Verbindung mit der zweiten Einstülpung herausbilden.

Über die Gonade der Vaginuliden wissen Sarasins nichts zu sagen, wohl aber über die Anlage des Penis und der Bursa copulatrix. Jener soll als Einstülpung mit feiner Mündung entstehen, nach Art einer Randdrüse, dann würde noch die Pfeildrüse hinzukommen. Noch klarer zeigt sich an der Stelle der weiblichen Öffnung die Anlage der Bursa copulatrix ganz nach Anlage einer Randdrüse, insofern sie wie diese noch mit Phiolenzellen ausgestattet ist, die später schwinden. Dann würde der Penis zuerst eine Hautdrüse benutzt haben, um in den Körper einzudringen bei der Copula. Diese Anlage der Bursa zeigt bereits eine Aussackung, d. h. den Beginn des Canalis junctor, womit der ektodermale Ursprung aller dieser Teile, Penis, Bursa und Samenleiter, bewiesen wäre.

(Heinrich Simroth starb am 31. August 1917. Im Sommer 1924 wurde die Bearbeitung dieses Teiles der Mollusken und der noch ausstehenden Gastropoden (*Opisthobranchia*, *Pteropoda*) H. Hoffmann in Jena übertragen.)

[Bis zu vorstehendem Absatz wurde das noch vorhandene Manuskript Simroths unverändert übernommen. Den dann folgenden kurzen Abschnitt „Theoretisches" habe ich gestrichen und dafür die Darstellung dieses Kapitels „Entwicklung der Organe; 11. die Genitalorgane" erweitert auf den augenblicklichen Stand der Forschung, wobei ich Simroths theoretische Schlußfolgerungen mit hinein verwob. Die am Schluß folgenden Kapitel IV und V habe ich wieder unverändert dem Simrothschen Manuskript entnommen.]

Simroths Annahme (S. 736—737), Brock habe sich hinsichtlich der Penisanlage bei *Agriolimax agrestis* geirrt, geht fehl, denn die Arbeit von Pabst*) hat die Brockschen Befunde im wesentlichen bestätigt. Die irrige Annahme, daß der „männliche Gang" später wieder verschwindet, hat Brock selbst schon zurückgenommen (1159 II), nachdem Simroth (1226) und Semper (1225) nachgewiesen hatten, daß daraus das Receptaculum hervorgeht. Pabsts Untersuchungen geben der berichtigten Darstellung recht. Entgegen Brock findet aber der Durchbruch des Genitalganges viel früher statt, bevor Eiweißdrüse und Vas deferens angelegt sind. Ob dabei, wie bei *Arion*, das Ektoderm beteiligt ist, bleibt unentschieden. Pabst nimmt die Entstehung der Ausführgänge bei *Agriolimax* im Mesoderm an, obwohl er diese erste Anlage nicht beobachtet hat. Für sein eigentliches Untersuchungsobjekt, *Arion empiricorum*, gibt er eine doppelte Entstehung an; für die Ausführgänge werden Heyders Angaben ohne Nachprüfung übernommen, nach denen sie aus einer Einstülpung des Mantelhöhlenepithels hervorgehen, also ektodermal sind. Die Zwitterdrüse legt sich gesondert an am Ort ihrer definitiven Lage, d. h. am Ende des Magens. Die mesodermale Herleitung wird lediglich daraus geschlossen, daß keine Verbindung der Anlage mit dem

*) Pabst, H., Entwicklung des Genitalapparates von *Arion empiricorum* Fér. Zool. Jahrb. Abt. Anat. XXXVIII. 1914.

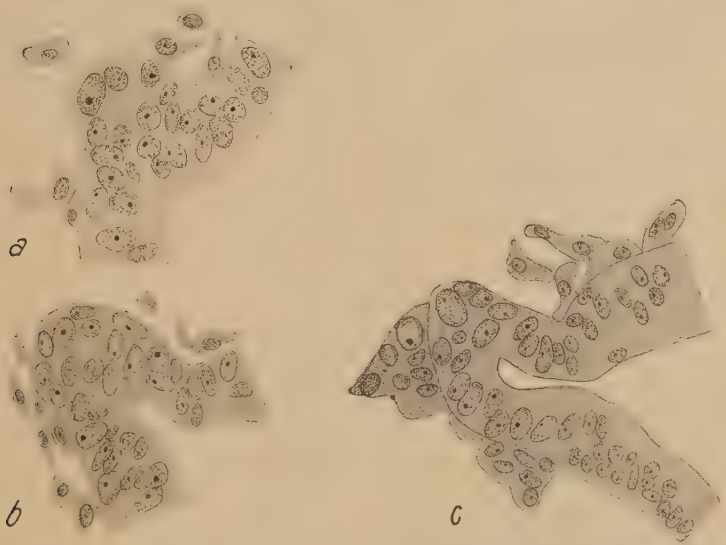
Geschlechtsgang gefunden wird. Für die Ausbildung der einzelnen Teile des Genitalkomplexes kommt Pabst im wesentlichen zu den gleichen Resultaten wie die früheren Beobachter (vgl. folgende Tabelle).

Stellt man die verschiedenen Angaben über Zeit der Entstehung, Zahl und Herleitung der Anlage der Geschlechtsorgane tabellarisch zusammen, so ergibt sich:

Objekt	Autor	Zeit der ersten Anlage	Zahl der Anlagen	Herleitung der Anlagen
Agriolimax agrestis	Gegenbaur (1175)	postembryonal	?	?
Lymnaea auricularis	Eisig (1167)	„	3	?
Lymnaea ovata	Rabl (1212)	„	2?	Zwitterdrüse: ento- oder mesodermal; Ausführgänge: ektodermal
Planorbis marginatus	Rabl (1213)	„	2?	Ausführgänge: ektodermal
Planorbis carinatus				
Oncidiella celtica	Joyeux-Laffuie (1191)	„	2	Zwitterdrüse: ektodermal Ausführgänge: „
Helix pomatia	Ihering (1187)	kurz vor dem Ausschlüpfen	1	mesodermal
Cepaea nemoralis				
Helix aspersa	Rouzaud (1216)	„	1	ektodermal
Agriolimax agrestis	Brock (1159)	„	2	Zwitterdrüse: mesodermal Ausführgänge: „
Helix pomatia	Ancel (1063)	„	2	Zwitterdrüse: mesodermal Ausführgänge: ?
Arion empiricorum	Pabst (2565)	„	2 (3?)	Zwitterdrüse: mesodermal Ausführgänge: ektodermal
Agriolimax agrestis			2	Zwitterdrüse: mesodermal Ausführgänge: „
Lymnaea ovata	Klotz (1193)	Bei Embryonen, die zum Schlüpfen noch nicht reif sind	3	Zwitterdrüse: mesodermal Ausführgänge: „
Arion empiricorum	Heyder (2557)	Für die Ausführgänge 12. Embryonaltag	2?	Zwitterdrüse: ? Ausführgänge: ektodermal
Limax maximus	Hoffmann (2558)	7. Embryonaltag	1	ektodermal

Es ist also in keiner der drei Fragen eine einigermaßen befriedigende Einheitlichkeit zu finden. Der Grund ist der, daß keiner der Autoren die Anlage einwandfrei und positiv beobachtet hat, sondern stets nur aus der Lage oder auf Grund negativer Merkmale seine Schlüsse zieht. Lediglich Heyder hat die Bildung des Genitalganges als Einstülpung des ektodermalen Mantelhöhlenepithels wirklich beobachtet. Leider berücksichtigt er nicht die Zwitterdrüse. Diesen negativen Befunden konnte ich nun neuerdings positive gegenüberstellen, die ich an *Limax maximus* gewonnen habe.*) Die erste Anlage erfolgt sehr früh, und zwar etwa am 7. Embryonaltage, auf einem Stadium, auf dem der Enddarm noch fast

Fig. 234.



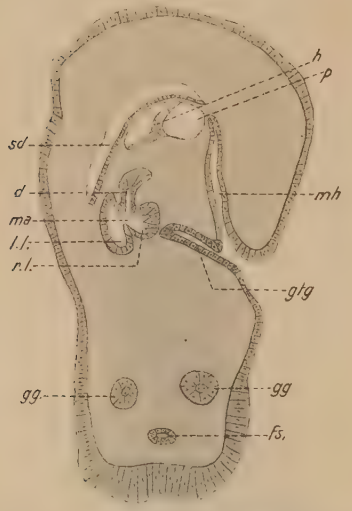
Limax maximus. Schnitte durch die Anlage des Genitalapparates: a) Die erste Anlage. Die Zellen beginnen nach innen zu drängen, b) die erste Einstülpung eines wirklichen Genitalganges, c) die Einstülpung ist größer geworden. — Vergr. 541,6 (nach Hoffmann).

geradlinig nach hinten zieht, aber noch nicht sekundär nach außen durchgebrochen ist, die Niere die erste Lumenbildung zeigt und das Mantelhöhlenepithel sich zur Bildung des Ureters eben einzusenken beginnt. Dicht hinter der Bildung dieses Nierenausführganges findet man die Epithelzellen der Mantelhöhle nach innen gedrängt zur Bildung eines kompakten Zellknötchens (Fig. 234a). Wenig später tritt dann eine deutliche Einstülpung auf (Fig. 234b), die, rasch an Größe zunehmend, bereits am 11. Embryonaltage mit ihrem blinden Ende die Magenwand, also annähernd den Ort ihrer definitiven Lage, erreicht hat (Fig. 235). Gleich-

*) Hoffmann, H., Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Limax maximus* L. — Zool. Anz. LIII, 1921 und Zeitschr. wiss. Zool. CXIX, 1922.

zeitig macht das zunächst ganz gleichartige Epithel der Einsenkung (Fig. 234c) eine Veränderung durch, wobei einige Kerne am blinden Ende des Ganges größer und chromatinärmer werden (Fig. 236); sie sind zu

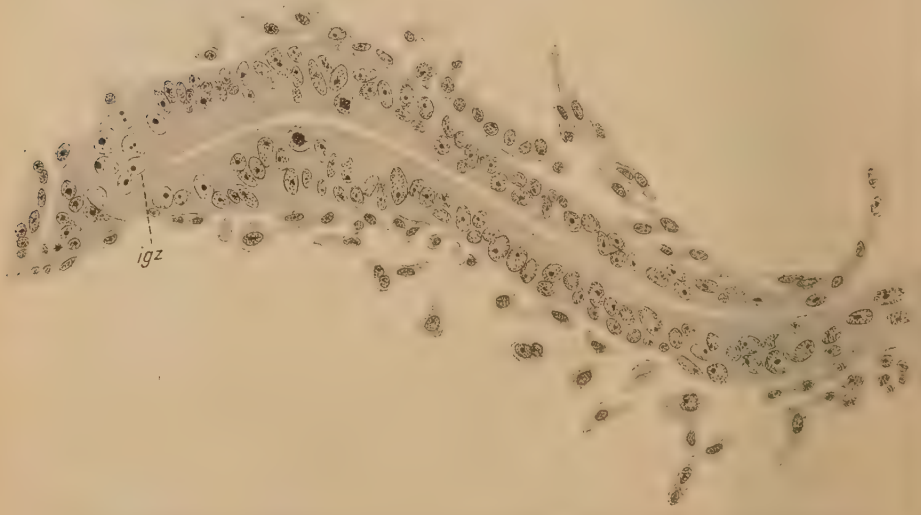
Fig. 235.



Limax maximus. Querschnitt (schematisiert) durch einen Embryo vom 12. Embryonaltag. *d* Darm; *fs* Fußdrüse; *gg* Ganglion; *gtg* Genitalgang; *h* Herz; *ll* linke Leber; *ma* Magen; *mh* Mantelhöhle; *p* Perikard; *rl* rechte Leber; *sd* Schalendrüse. — Vergr. 86,5 (nach Hoffmann).

indifferenten Geschlechtszellkernen geworden, und das Ende der Einstülpung muß nunmehr als erste Anlage der Zwitterdrüse bezeichnet werden. Daß diese Annahme zu Recht besteht, geht daraus hervor, daß zu keiner Zeit der erwähnte Gang mit einem von ihm unabhängig ge-

Fig. 236.

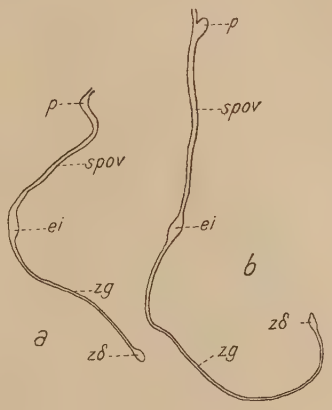


Limax maximus. Längsschnitt durch den Genitalgang mit indifferenten Geschlechtszellen (*igz*) am blinden Ende. — Vergr. 541,5 (nach Hoffmann).

bildeten Zellkomplex in Verbindung tritt, so daß eine gesonderte Anlage der Zwitterdrüse auszuschließen ist.

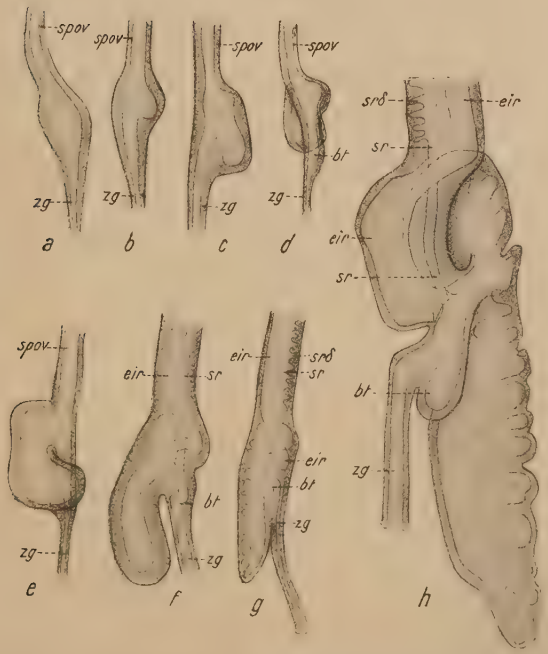
In der nun folgenden Entwicklungsperiode kommt die Ausmündung des Ganges infolge der Torsion des Pallialkomplexes mehr und mehr

Fig. 237.



Limax maximus. Anlage des Genitalapparates: a) eines eben ausgeschlüpften Tieres von 0,9 cm Länge, b) eines Tieres von 1,2 cm Länge mit Penisknospe. *ei* Eiweißdrüse; *p* Penis; *spov* Spermovidukt; *zd* Zwitterdrüse; *zg* Zwittergang. — Vergr. 15 (nach Hoffmann).

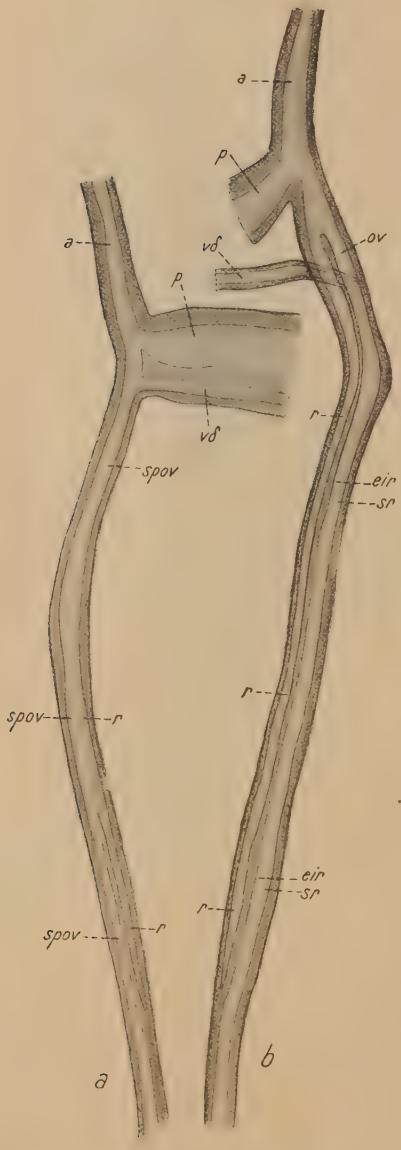
Fig. 238.



Limax maximus. Die Formdifferenzierung der Eiweißdrüse. *bt* Befruchtungstasche; *eir* Eirinne; *spov* Spermovidukt; *sr* Samenrinne; *srd* Samenleiterdrüse. — Vergr. a) bis f) 86,5, g) und h) 28 (nach Hoffmann).

seitlich und gleichzeitig ventral zu liegen. Schließlich rückt der Porus aus der Mantelhöhle heraus und in den Bereich der nach außenhin noch kaum zur Kopfbildung vorgeschrittenen Mundmasse, bei deren Differenzierung er dann mit nach vorn in seine endgültige Lage verschoben wird.*) Gleichzeitig wird die Anlage der Zwitterdrüse im Zusammenhang mit der Verlagerung der Magen-Darm-„Leber"anlage in den Fuß nach hinten verschoben. Am Ende dieser Periode stellt sich der Genitalapparat als ein relativ langer, gleichmäßig dünner Gang dar, der nur am blinden Ende, der Zwitterdrüse, etwas aufgetrieben ist. Beim Ausschlüpfen zeigen die Tiere den Gang nur unwesentlich weiterentwickelt, aber doch so, daß alle Teile bereits in ihrer Anlage erkennbar sind (Fig. 237a).

Fig. 239.



Limax maximus. Das distale Ende des Genitalapparates: das Receptaculum schnürt sich vom Spermovidukt ab, am proximalen Ende beginnend; b) die Abschnürung ist erfolgt. Im Spermovidukt die Falte, die Ei- und Samenrinne trennt. *a* Atrium; *eir* Eirinne; *ov* Ovidukt; *p* Penis; *spov* Spermovidukt; *sr* Samenrinne; *vd* Vas deferens. — Vergr. 86,5 (nach Hoffmann).

Meine Befunde stimmen also mit denen von Rouzaud durchaus überein, und ich glaube, daß sich auch für die übrigen Stylommatophoren eine gleich einheitliche, ektodermale Entwicklung wird nachweisen lassen. Für die Basommatophoren hingegen ist es wahrscheinlicher, daß zwei getrennte, aber ektodermale Anlagen vorhanden sind, die eine für Ausführgang und Zwitterdrüse, genau wie bei *Limax*, und eine zweite für den Penis, der erst sekundär mit

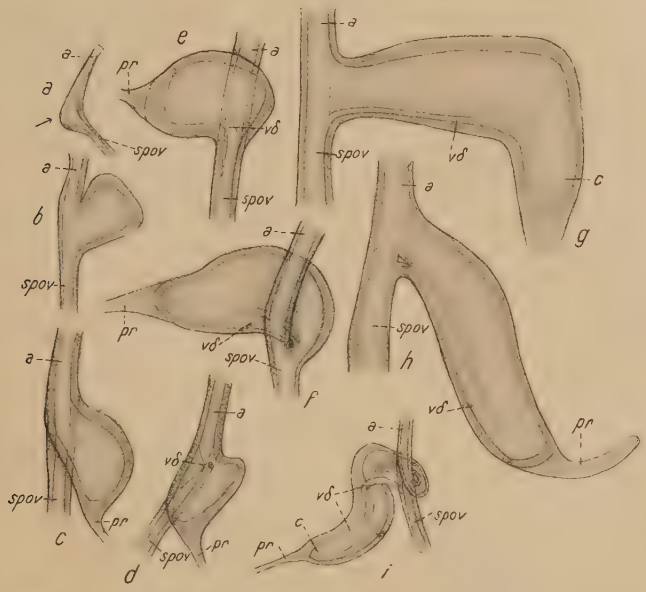
*) Genau die gleichen Beobachtungen hat Heyder an *Arion* gemacht.

dem übrigen Gang in Verbindung tritt. Für alle Pulmonaten aber dürfte eine ähnlich frühe Anlage wie bei *Limax* ziemlich bestimmt anzunehmen sein.

Für die Entwicklung der einzelnen Teile des Genitalapparates seien wieder die neuesten für *Limax maximus* gewonnenen Ergebnisse angeführt, die im wesentlichen für alle Pulmonaten Geltung haben.

Die Eiweißdrüse (Fig. 238) legt sich als Verbreiterung des primären Geschlechtsganges an (Fig. 237, *ei*) und stülpt sich dann mehr und mehr vor.

Fig. 240.



Limax maximus. Die Entwicklung von Penis und Vas deferens. *a* Atrium; *p* Penis; *pr* Penisretraktor; *spov* Spermovidukt; *vd* Vas deferens. — Vergr. a) bis h) 86,4; i) 14,4 (nach Hoffmann).

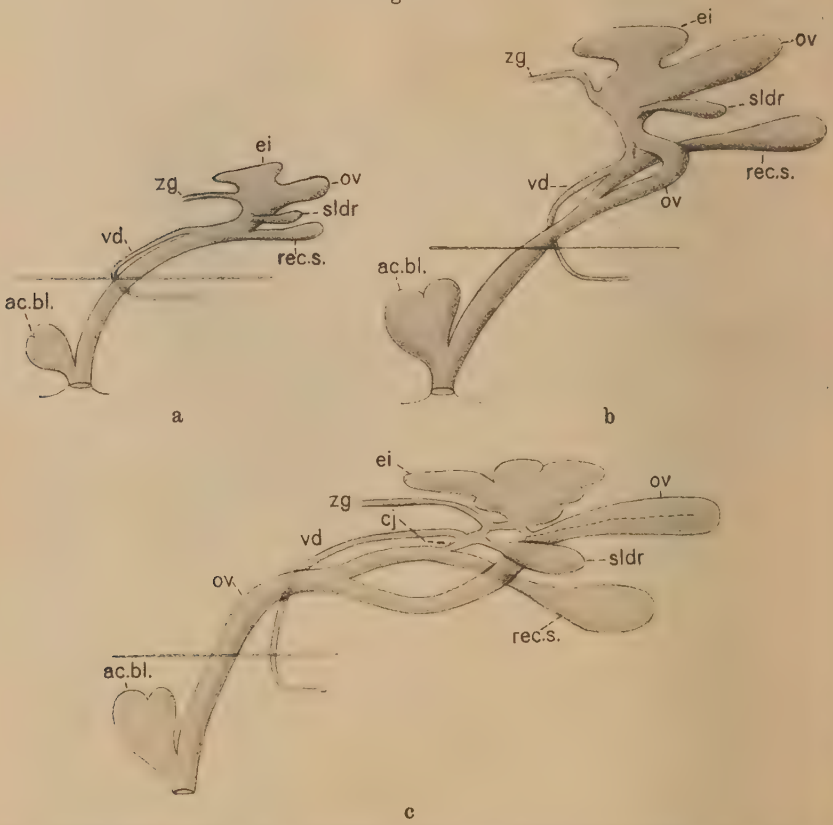
Das Receptaculum seminis bildet sich durch Abschnürung vom primären Genitalgang (Fig. 239), und zwar beginnt die Abspaltung am proximalen Ende.

Der Penis der Stylommatophoren entsteht wie die Eiweißdrüse als Verbreiterung des primären Ausführganges (Fig. 237, *p*) und wächst dann knospenförmig aus (Fig. 240). Bei den Basommatophoren erfolgt die Bildung gesondert als Einstülpung des Ektoderms (nach Klotz).

Das Vas deferens spaltet sich vom Penis und vom distalen Teil des Spermoviduktes ab (Fig. 240, *vd*). Für *Agriolimax agr.* und *Arion emp.* wird von Brock und Pabst angegeben, daß es in Form einer Ausstülpung vom Ende des Penis bzw. vom oberen Atrium aus dem Spermovidukt entgegenwächst bis zur Vereinigung mit letzterem. Ich möchte diesen Angaben noch einige Zweifel entgegensetzen und vermute

eine gleiche Anlage wie bei *Limax*. Über die Bildung des Vas deferens bei Basommatophoren und über die der Verbindung des Penis mit dem Spermovidukt wissen wir noch nichts Sicheres. Es ist möglich, daß es durch Abschluß einer Rinne zwischen primärer Geschlechtsöffnung (späterer weiblicher Porus) und Öffnung des Penis (späterer männlicher Porus) und Verlagerung derselben nach innen entsteht.

Fig. 241.



Drei Entwicklungsstadien des Genitalapparates. a) *Meisenheimeria alte* von 0,8 mm Länge; b) *Sarasinula plebeja* von 1,2 mm Länge; c) *Cylindrocaulus floridanus* von 1,5 mm Länge. Nach Schnittserien rekonstruiert und halbschematisch auseinandergelegt. — *ac.bl.* Akzessorische Blase; *ei* Eiweißdrüse; *ov* Ovidukt (Spirale); *rec.s.* Receptaculum seminis; *sldr* Samenleiterdrüse; *vd* Vas deferens; *zg* Zwittergang. — Vergr. 160 : 1 (nach Hoffmann).

Alle diese Bildungen der einzelnen Teile erfolgen erst postembryonal; ebenso die innere Ausgestaltung und am spätesten die histologische Differenzierung der zunächst rein embryonalen Charakter tragenden Gewebe.

Für die Soleoliferen bleiben auch jetzt noch die Kenntnisse unsicher. Bei Vaginuliden konnte ich (2359) ein paar Beobachtungen machen, zwar

auch nicht über die erste Anlage, aber wenigstens über die Herausbildung der Genitalendwege in der Umgebung des weiblichen Porus (Fig. 241). Bei dem jüngsten Tier mündet der Zwittergang (*zg*) von hinten her in einen stark erweiterten, mit mehreren Aussackungen versehenen Teil. Diese Ausstülpungen sind: Die Eiweißdrüse (*ei*), der Ovidukt (*ov*) oder besser die Oviduktspirale, denn eine in Fig. 241 c durch — — — — angedeutete Falte teilt zweifellos das anfangs einheitliche Divertikel in eine U-förmige Schleife, die sich mit weiterer Größenzunahme zur Spirale einrollen wird. Dann folgt die Samenleiterdrüse (*sldr*) und endlich das Receptaculum seminis (*rec. s.*). An diesen Abschnitt schließt sich der Ovidukt an, der direkt nach außen mündet, während das Vas deferens (*vd*), das sich sicher durch Abspaltung vom ursprünglich einheitlichen Genitalgang gebildet hat, nach dem Eintritt in die Haut in dieser nach vorn zieht. An der Mündung des Oviduktes sitzt eine zweizipfelige Blase an, die von P. und F. Sarasin (1646) als Receptaculum (Bursa copulatrix) angesprochen worden ist. Ich glaube aber darin das Homologon der Schaleneiweißdrüse tektibranchierähnlicher Vorfahren, aber prosobrancher Natur erblicken zu können. Das Bläschen verschwindet später bei allen Vaginuliden mit Ausnahme von *Cylindrocaulus floridanus*, wo es erhalten bleibt und wo ich es wegen der noch unbekannten Funktion als akzessorische Blase (*ac. bl*) bezeichnet habe. Die Bildung des Canalis junctor (*cj*) geht aus zum Teil unvollständigen Spaltungen des Vas deferens vom Ovidukt—Receptaculumstiel hervor. Die von P. und F. Sarasin beobachtete Ausstülpung des „Receptaculum seminis", die den „Canalis junctor" bilden soll, deute ich als primären Geschlechtsgang einer einheitlichen ektodermalen Anlage des Genitalapparates.

Die Soleoliferen dürften sich also, soweit man bei den unvollständigen Kenntnissen schließen darf, wie die Basommatophoren verhalten, d. h. eine zweifache ektodermale Anlage aufweisen.

IV. Morphologischer Einfluß der reifenden Genitalien auf die Schalenform. Clausilium.*)

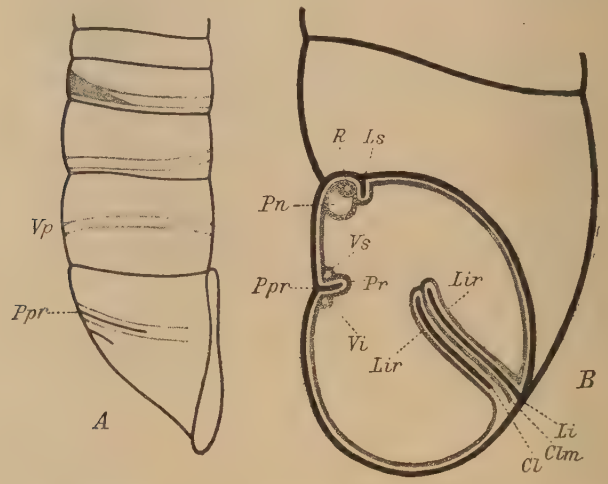
Man könnte noch, gegen die übliche Auffassung, hier den Einfluß zur Sprache bringen, welchen die spätere vollständige Entwicklung der Genitalorgane auf den Habitus des Tieres, namentlich auf die Form des letzten Umganges und der Mündung der Schale ausübt, sekundäre sexuelle Reifemerkmale gewissermaßen. Denn es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, daß die Abweichungen des zuletzt entstehenden Schalenteiles, wie sie sich in veränderter Wachstumsrichtung, in Ausweitung oder Einengung des letzten Umgangs und in der Mündungsarmatur äußern, von den durch die Schwellung der Geschlechtswerkzeuge veränderten Formen

*) Dieses und das folgende Kapitel (V) sind wieder unverändert dem Simroth-schen Manuskriptrest entnommen.

des Leibes beim Aus- und Einstülpen aus der Schale und in sie hinein bedingt werden.

Eine solche Beziehung ist in allerjüngster Zeit von M. v. Kimakowicz (2377) verfolgt worden, an einem besonders interessanten Objekt, den Clausilien nämlich. Hier ist der Intestinalsack relativ sehr groß, und die Schale ragt weit über das Fußende hinaus, zudem ist deren Gewicht so schwer, daß es bei einer *Herilla* 70 %, bei einer *Clausiliastra* 125 % bei einer *Alopia* 200 % vom Gewicht des Weichkörpers ausmacht, gegenüber 20 % bei *Helix pomatia* und 10 % bei *Succinea putris*. Die Last macht sich noch mehr bemerklich durch den Übergang zum Felsenleben an senkrechter Fläche, noch dazu, da jetzt die Schale nicht mehr schräg getragen wird, sondern gerade nach unten sinkt. Dadurch wird ein Zug

Fig. 242.



Entstehung des Clausiliums. In *A* bedeutet der graue Ton das Pericard und die Lungenvenen, in *B* den Mantel und seine Falten. *Cl* Clausilium. *Clm* Clausiliummembran. *Li* Unterlamelle. *Lir* Unterlamellenrunzel. *Ls* Oberlamelle. *Lsr* Oberlamellenrunzel. *Pn* Pneumostom. *Ppr* Prinzipalfalte. *Pr* Prinzipalrunzel. *R* Enddarm. *Vi* Untere, *Vs* Obere Lungenvene. *Vp* Lungenvene. Nach M. v. Kimakowicz.

ausgeübt auf den Mantelrand, der ihn beim weiteren Wachstum zur Verengerung zwingt. So wächst die Schale nicht einfach kegelförmig aus, sondern spindelförmig. Die verengerte Mündung führte zu einer Runzelung des Mantelrandes. Zunächst entstand neben dem in die Nahtlinie gedrängten Pneumostom eine kleine Runzel. Der in die Lücke abgelagerte Kalk verband sich mit der Schale und wurde zur Oberlamelle. Ihr folgte die Unterlamellenrunzel, die sich mit der Spindel verband und sich als ein spiraliger Faden an ihr hinzog. Erst in einem höheren phylogenetischen Stadium rückte die Runzel von der Spindel auf die Wand ab, so daß die durch sie entstehende Lamelle mit der Spindel eine Nische

einschließt. Durch die Ober- und Unterlamelle ist nunmehr der Mantelrand fixiert. Weiter bildet gesteigerte Kalkausscheidung gegen Ende des Schalenbaues die Gaumenfalte.

Für die Prinzipal-, die oberste Gaumenfalte macht v. Kimakowicz die Form der Lungenvene verantwortlich. Sie ist bei den Clausilien nicht einfach, sondern doppelt, zwei parallel nebeneinander herlaufende Röhren, jede einseitig in eine Hälfte des Lungennetzes ausstrahlend. Zwischen ihnen entsteht die Prinzipale, die also stets beim Aus- und Einstülpen zwischen die beiden Lungenvenen zu liegen kommt. Vermutlich war der Hergang der umgekehrte, so daß die Entstehung der Falte die Spaltung der Lungenvene bewirkte*). Mit ihr ist nun auch der dorsale Mantelteil fixiert. Stellung und Lage der übrigen Falten sind abhängig von der Form und Lage der Pallialorgane in der Mantelhöhle, während die Schnecke außerhalb der Schale ausgestülpt ist. Die Spirallamelle ist nur eine Fortsetzung der Oberlamelle, sie werden meist getrennt durch eine Knickung des Enddarms. Die Wände der Unterlamellenrunzel werden durch zahlreiche Muskelfasern vom Spindelmuskel aus verstärkt, wodurch eine stärkere Einfaltung in ihrer ganzen Länge bewirkt wird, die sich bis zur Insertionslinie zwischen Unterlamelle und Gehäusewand fortsetzt. Durch diese Septenbildung wird die Unterlamellenwurzel in zwei Taschen gegliedert, die obere nimmt die Unterlamelle auf, in der unteren wird das Clausilium gebildet. Der Kalk gelangt bis an das hintere Ende der Clausiliumtasche und von da auf die Spindel. Dort entsteht zunächst ein ziemlich hohes, zur Spindel schräg stehendes Knötchen. Bei späteren Ausstülpungen wird es zum Stiel verlängert, dann folgt die schaufelförmige Verbreiterung zur Platte, die mit der Unterlamelle, auf der sie während ihres Baues, durch die Clausiliummembran getrennt, immer aufrecht steht, in der Form und annähernd auch in der Größe übereinstimmt. Während des Wachstums lassen sich die Zuwachsstreifen an der Platte deutlich erkennen, um nachher zu verschwinden. So sind die Lamellen, Gaumenfalten, Gaumenwulst und Clausilium geschichtete Hypostracumgebilde, die nur bei ausgetretenem Körper entstehen können. Das Clausilium dient als Stützapparat für die Schale, die dadurch in schräger Lage aufrecht erhalten wird. Formen ohne oder mit gebrochenem Clausilium schleppen die Schale am Boden nach.

Es leuchtet wohl ein, daß die ganze Bildung, die Verengerung des Peristoms durch die zunehmende Belastung, mit der Reife der Genitalien zusammenhängt.

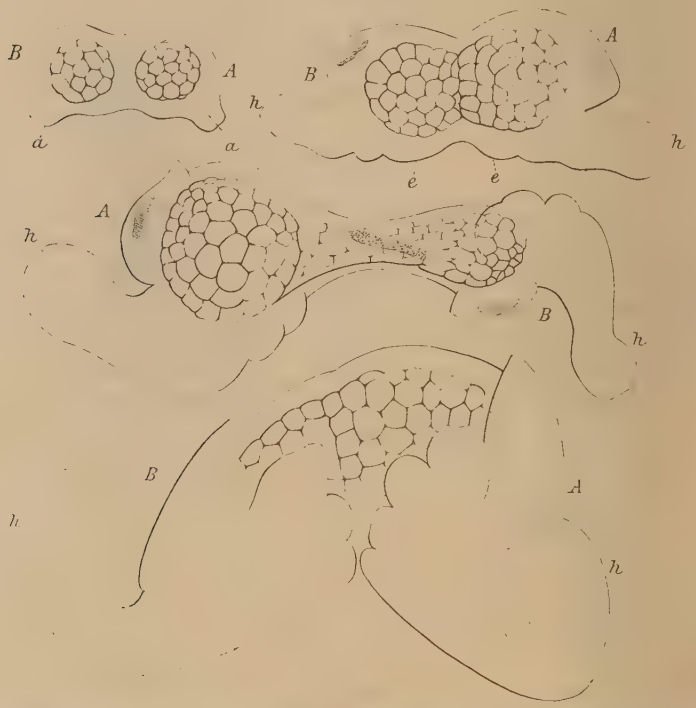
---

*) Brieflich macht mich Herr v. Kimakowicz darauf aufmerksam, daß die Verdoppelung der Lungenvenen das ursprüngliche sei, weil sie auch bei verwandten Formen, *Buliminus* u. a. vorkomme.

V. Natürliche und künstliche Abnormitäten.

Gegenbaur beschrieb eine Mißgeburt der Ackerschnecke, eine Zwillingsbildung, die sich in einem normalen Ei fand und daher vermutlich auf Dispermie beruhte. Die beiden Embryonen sind mit den Kopfenden vereinigt, so daß ihre Längsachsen einen stumpfen Winkel bilden. Beide entwickeln sich zunächst normal, nur bleibt der eine kleiner. Nach-

Fig. 243.



Ein Zwillingsembryo von *Limax agrestis* in vier aufeinander folgenden Entwicklungsstufen vom 1., 9., 12. und 20. Tage. *A* und *B* die beiden Individuen. *a* Schale. *e* Mantelschild. *h* Podocyste. Nach Gegenbaur.

her ziehen sie sich etwas auseinander, so daß sie durch eine dünnere Brücke verbunden sind.

In diese rückt eine der Urnieren des kleineren Exemplares hinein, und sein Dotter- oder Eiweißsack wird ebenfalls durch sie hindurch gezogen nach dem normalen des größeren. Dann aber tritt wieder stärkere Verschmelzung ein, jedes Exemplar hat wieder seinen vollständigen Eiweißsack, nur liegen die beiden dicht aneinander. Das Ende ist völlige Trennung, es schlüpfen zwei normale Schneckchen aus. Der Vorgang der Trennung wurde allerdings nicht beobachtet.

Künkel experimentierte mit einem Gelege einer linksgewundenen Weinbergschnecke so, daß er es zwischen zwei Objektträger legte und einschnürte. Die so zusammengepreßten Eier entwickelten sich in der Erde ohne sonderliche Störung, nur waren die Schalen in der allerverschiedensten Weise verdrückt, alle waren indes dexiotrop, und nach dem Ausschlüpfen erfolgt normales Weiterwachsen. Dabei stellte sich auffälligerweise die Spindel stets senkrecht zwischen die drückenden Platten, so daß die flachsten einem *Planorbis* gleichen.

Gelegentlich wurden abnorme Embryonen beobachtet von Holmes bei *Planorbis*, von Wierzejski bei *Physa* u. dergl. Letzterer hat ihnen einige Aufmerksamkeit geschenkt.

Abnormitäten an einzelnen Eiern von *Physa* sind um so häufiger, je jünger die Eier sind. Sie können sich verschieden äußern. Bisweilen ist die Furchung inäqual, so daß bereits die beiden ersten Blastomeren ganz verschiedene Größe haben. In einem Fall hatte ein zweizelliges Stadium in der einen Blastomere zwei, in der anderen drei Kerne. In einem dreizelligen Keim war eine Teilung unterdrückt, so daß die größte Blastomere zwei Kerne enthielt. Multipolare Spindeln im ungefurchten Ei beruhen wohl auf Polyspermie, doch kamen solche selbst noch in einem 24zelligen Keim vor.

Abnorme Larven hatten bucklige Höcker oder eine enorme Kopfblase bei verkümmertem Körper, auch konnten Ento- und Mesoderm fehlen. Solche anenterische Larven enthalten im Innern lose Brocken von Zell- und Dotterelementen und rotieren schneller.

Eine besondere Kategorie betrifft die Eikapseln, die mehrere Dotter einschließen (s. o.). Kapseln mit zwei oder drei Dottern zeigen normale Entwicklungszustände. Werden die Zahlen hoch, 20 und mehr, dann verkümmern einzelne Dotter, und die Zahl der Embryonen nimmt allmählich ab. In einer Kapsel mit 17 Embryonen waren 7 Exemplare normal bis zum Veligerstadium entwickelt, zwei waren, auf gleichem Entwicklungsstadium, in der vegetativen Hälfte miteinander verwachsen, dazu kamen zwei Drillingsverwachsungen, endlich wieder zerbröckelte Keime.

Bisweilen ließen sich durch ungünstige äußere Umstände Abnormitäten und Verkümmerungen erzielen.

In größeren Gelegen finden sich oft unbefruchtete, taube Eier, ausnahmsweise nur, wenn die Tiere ganz frisch und kräftig sind. Sie nehmen überhand gegen das Ende der Laichperiode.

Experimentell arbeitete Wierzejski mit Zusatz von Seewasser, was wohl von besonderem Interesse ist mit Beziehung auf die marinen oder halophilen Basommatophoren. Bei Zusatz von 5 % Seewasser ging die Furchung noch ohne merkliche Störung vor sich. Bei 10 % beginnen teratologische Erscheinungen, doch werden selbst noch 25 % ertragen, wenn man die Mischung ganz allmählich steigert. Doch erleidet die Entwicklung eine wesentliche Verzögerung; so werden in 19 Tagen nur erst

unvollkommen ausgebildete Embryonen erhalten, während in der Regel der ganze Verlauf nur 4 Tage in Anspruch nimmt. Gleichzeitig wird auch die Beweglichkeit der Veligerlarven durch den Salzgehalt beeinträchtigt. Ältere Stadien, mit Kopfblase und fertigem Velum, unterliegen bei längerem Verweilen in dem Salzwasser auch bei reichlicher Durchlüftung dem Zerfall, indem sich unregelmäße Zellhaufen ablösen und selbständig rotieren. Auffällig bleibt immer das individuell verschiedene Verhalten, denn von demselben Laich gehen manche Keime rasch zugrunde, während andere ihre volle Ausgestaltung erreichen. Auch die Umgestaltung ergreift die verschiedenen Embryonen in ganz verschiedenem Grade. Man erhält den Eindruck, als wäre der Organismus gezwungen, sich einzelner Teile seines Bildungs- und Nährmaterials zu entledigen, um sein physiologisches Gleichgewicht zu bewahren.

Nachträge.

Bevor ich nun zur Darstellung der noch fehlenden Kapitel über Physiologie und Biologie, System und Verbreitung im Raum und in der Zeit übergehe, sollen zunächst auf Wunsch der Redaktion und des Verlages Nachträge zum bisherigen Teil gemacht werden. Ich konnte diesem Wunsch um so mehr nachkommen, als ja mit dem vorstehenden Abschnitt die Kapitel über Morphologie, Anatomie und Ontogenie ihren Abschluß gefunden haben und die Nachträge hier am zweckmäßigsten untergebracht werden können. So füge ich zunächst erst eine weitere Literaturübersicht ein, die nicht nur für die Nachträge, sondern auch für die folgenden Kapitel Geltung hat.

Literatur.

Das von Simroth, S. 16—83 gegebene Literaturverzeichnis schließt etwa mit dem Jahre 1908 ab. Von diesem Zeitpunkt an habe ich die wesentlicheren Arbeiten über unser Gebiet zusammengestellt. Eine Anzahl Arbeiten hat Simroth nur in Fußnoten gegeben. Ich habe diese in mein Verzeichnis mit aufgenommen, damit sie unter einer Nummer aufgeführt sind und so leichter auf sie verwiesen werden kann. Die Gliederung der Literatur, wie sie Simroth vorgenommen hat, habe ich der Einheitlichkeit wegen im wesentlichen beibehalten, so vor allem auch die Teilung von Biologie (C) und Anatomie-Physiologie (D), obgleich ich Biologie und Physiologie aus Gründen der Zweckmäßigkeit in einem Kapitel behandeln werde. Den Abschnitt über Histologie (E) habe ich weggelassen und die dorthin gehörigen Arbeiten mit unter (D) angeführt, da es in den meisten Fällen unmöglich ist, die Zuteilung zu dem einen oder dem anderen Abschnitt sicher vorzunehmen und außerdem die Histologie im anatomischen Teil zur Behandlung kommt. In Abschnitt D habe ich noch eine ganze Reihe älterer von Simroth nicht angeführter Ar-

beiten physiologischen Inhalts aufnehmen müssen. Der Grund ist der, daß Simroth die Physiologie mehr nur anhangsweise bei der anatomischen Besprechung eingefügt hat, daß die zunehmende Bedeutung dieses Wissenszweiges heute aber eine gesonderte und ausführlichere Behandlung wünschenswert erscheinen läßt. Im Abschnitt über „Faunen" habe ich nur die wichtigsten größeren Arbeiten angeführt und alle kleineren Beiträge zur Kenntnis eines engeren geographischen Bezirkes und die Beschreibungen einer oder weniger neuer Arten weggelassen, da sonst der Umfang des Verzeichnisses zu groß geworden wäre. Hierfür muß auf die Bibliographia Zoologica verwiesen werden. — Den Abschnitt „Paläontologie" habe ich zunächst ganz beiseite gelassen. Ich werde später bei der Darstellung der Verbreitung in der Zeit eine kurze Übersicht der wichtigsten neueren Arbeiten bringen.

Die Numerierung schließt nicht direkt an die Simrothsche (S. 83) an. Da auf S. 642—644 eine Anzahl neuerer Arbeiten über „die Bildung der Zeugungsstoffe bis zur Befruchtung" ohne Nummer angeführt sind, eine Numerierung nachträglich aber nicht erfolgen kann, so betrachte ich diese Arbeiten als Nr. 1868—1912 und beginne also mit Nr. 1913. Die mit * versehenen Arbeiten sind bereits von Simroth in Fußnoten angeführt und ihr Inhalt zum Teil schon berücksichtigt worden.

A. Allgemeines

(Geschichte, allgemeine Morphologie, Bastardbildung, Teratologie usw.)

1913. **Ankert, H.**, Einheimische Mollusken als Speise. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. LI. 1919.

1914. **Arkell, A. J.**, Tentacular Abnormality in Helix nemoralis. Journ. Conch. London XIV. 1915.

1915. **Arldt, Th.**, Zur Ausbreitung der Land- oder Süßwassermollusken. Arch. Nat. LXXXI. A. 1915.

1916. **Bauer, A.**, Mißbildungen an den Fühlern von Wasserschnecken. Zool. Anz. XXXII. 1908.

1917. **Bellevoye, A.**, Monstruosités et variétés de l'Helix pomatia. C. R. Ass. franç. Ac. Sc. 1908.

1918. **Blanc, H.**, Deux anomalies de l'appareil génital hermaphrodite de l'Escargot (Helix pomatia). Actes Soc. helvét. nat. Sc. Sess. XCIV. T. 1. 1911.

1919. **Boettger, C. R.**, Die Veränderlichkeit der Schale vom Iberus gualtierianus L. XLIV. Ber. Senckenb. Nat. Ges. 1913.

1920. ——, Über freilebende Hybriden der Cepaea nemoralis L. und Cepaea hortensis Müll. — Zool. Jahrb., Abt. Syst. XLIV. 1921.

1921. **Bowell, E. W.**, On the Mounting of Radulae for Microscopic Examination. Proc. malac. Soc. London XI. 1915.

1922. **Boycott, A. E.**, An apparent Selection of Forms of H. nemoralis by adverte Conditions. Journ. Conch. London XIV. 1913.

1923. —— **u. C. Djver**, On the inheritance of Sinistrality in Limnaea peregra. Proc. R. Soc. London B XCV. 1922.

1924. **Černy, A.**, Versuche über Regeneration bei Süßwasser- und Nacktschnecken. Arch. Entw.-Mech. XXIII. 1907.

1925. **Cooke, A. H.**, Molluscs. Cambridge Nat. Hist. III. 1895.

1926. **Daniels, L. E.**, Abnormal Shells. Nautilus XXVI. 1912.
1927. **Dautzenberg, Ph.**, Helix Chaixi Mich. (emend.) monstr. sinistrorum nov. Journ. Conch. Paris LVI. 1908.
1928. ——, Sur quelques cas tératologiques. Journ. Conch. Paris LVII. 1909.
1929. ——, Déformations chez quelques mollusques pulmonés. Journ. Conch. Paris LVIII. 1911.
1930. ——, Sinistrorsités et dextrorsités tératologiques. Bull. Soc. Zool. France XXXIX. 1914.
1931. **Dewitz, J.**, Über die Erblichkeit der Inversion der Molluskenschale. Zool. Anz. XLVIII. 1916.
1932. **Franz, V.**, Zur Farben- und Bändervariabilität vom Tachea nemoralis L. Zool. Anz. XLVIII. 1917.
1933. ——, Geschichte der Organismen. Jena 1924.
1934. **Geyer, D.**, Anomalie oder Artbildung? Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIV. 1912.
1935. ——, Zwergschnecken. Arch. Molluskenkd. LV. 1923.
1936. **Gross, J.**, Was sind Artmerkmale? Eine Antwort an Herrn Prof. A. Lang. Zeitschr. indukt. Abst.-Vererbungslehre X. 1913.
1937. **Gyngell, W.**, Helix nemoralis and H. hortensis: Their Colour and Band Variations and Distribution — some Comparations. Journ. Conch. London XIII. 1911.
1938. **Hargreaves, J. A.**, Sinistral Limnaea peregra Müll. and its Progeny. Journ. Conch. London XVI. 1919.
1939. **Hesse, P.**, Kann sich die abnorme Windungsrichtung bei den Gastropoden vererben? Zool. Anz. XLIV. 1914.
1940. **Hoff, A.**, Zur Variabilität von Arianta (Helix) arbustorum. Leach. Zeitschr. indukt. Abst.-Vererbungslehre XXX. 1922.
1941. **Hoffmann, H.**, Tiergeographisches und Phylogenetisches auf Grund der Nacktschneckenverbreitung. Verhdlg. Deutsch. Zool. Ges. XXVIII. 1923.
1942. **Hofmann, E.**, Beiträge zur Teratologie der Schnecken. Zool. Anz. XXXIX. 1912.
1943. **Honigmann, H.**, Beiträge zur Kenntnis des Albinismus bei Schnecken. Nachrichtsbl. d. malak. Ges. XL. 1908.
1944. **Kammerer, P.**, Direkt induzierte Farbenanpassungen und deren Vererbung. Zeitschr. indukt. Abst.-Vererbungslehre IV. 1911.
1945. **Kauffmann, H.**, Abnorme Gehäuse der Posthornschnecke. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIV. 1912.
1946. **Kimakowicz-Winnicki, M. v.**, Alopia-Perversion. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVI. 1914.
1947. **König, E.**, Die Regeneration des Auges bei Arion empiricorum. Arch. mikr. Anat. LXXXVI. 1915.
1948. **Krausse, A.**, Schneckenrezepte. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. XIV. 1917.
1949. **Kudelin, N.**, Farbenvariationen der Schnecke Helix vindobonensis Fér. (austriaca Mühlf.). Gesammelt in der Umgegend der Stadt Nikolajew, Gouvernement Cherson. Zool. Anz. XLIII. 1914.
1950. **Lang, A.**, Über die Bastarde von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Jena 1908.
1951. ——, Fortgesetzte Vererbungsstudien. Zeitschr. indukt. Abstammungs-Vererbungslehre V. 1911.
1952. **Levi, E.**, Due casi conchiglia scalariforme in Planorbis umbilicatus (Müller). Atti Soc. Natural. Modena (4) XII. 1910.
1953. **Loele, W.**, Über die Verwendbarkeit eines Arionextraktes bei der sog. Hechtschen Modifikation der Wassermannschen Reaktion. Münch. med. Wochenschr. LXIX. 1922.

1954. **Lortet, L. Ch.** und **C. Caillard**, La Faune momifiée de l'ancienne Egypte. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon IX. 1907.
1955. —— ——, La Faune momifiée de l'ancienne Egypte et recherches anthropologiques. Ibid. X. No. 2. 1909.
1956. **Luther, A.**, Zuchtversuche an Ackerschnecken (Agriolimax reticulatus Müll. und Agr. agrestis L.). Acta. Soc. Fauna Flora fenn. XL. 1915.
1957. **Marquart**, Schnecken. Zool. Beobachter L. 1909.
1958. **Megušar, F.**, Über den Einfluß äußerer Faktoren und über Vererbung bei Krustazeen, Insekten, Mollusken und Amphibien. Verhdlg. Ges. Deutsch. Nat. Ärzte. Vers. 85. II.
1958a. ——, Regeneration der Tentakel und des Auges bei der Spitzschlammschnecke. Arch. Entw. Mech. XXV. 1907.
1959. **Merkel, E.**, Gesetzmäßigkeiten im Bau des Schneckengehäuses. Eine konchyliologisch-architektonische Studie. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.
1960. ——, Versuch einer architektonisch-konchyliologischen Studie über den Aufbau des Clausiliengehäuses. Ibid. XLIX. 1917.
1961. **Oldham, Ch.**, White Varieties of Helicella gigaxii. Journ. Conch. London XIV. 1915.
1962. **Pelseneer, P.**, L'inversion chez les Mollusques au point de vue de la variation et de l'hérédité. Bull. scient. France Belgique XLVIII. 1920.
1963. **Pfeffer, J.**, Über eine Abnormität des Gehäuses der Pomatia pomatia L. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIV. 1912.
1964. **Plate, L.**, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. I. II. Jena 1922, 1924.
1965. **Poluszyński, G.**, Über einige Abnormitäten im Bau der Geschlechtsausführungsgänge bei Helix pomatia. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, Cl. Sc. math. nat. B. 1910.
1966. **Quintaret, G.**, Une anomalie de l'appareil génital hermaphrodite de l'Helix aspersa. C. R. Soc. Biol. Paris LXX. 1911.
1967. **Roebuck, W. D.**, Perfect Albinism in Limax arborum. Bouch.-Chant. Journ. Conch. London XIV. 1913.
1968. **Rolle, H.**, Über einige abnorme Landschnecken. Abhdlg. Senckenbg. Nat.-Forsch. Ges. XXXII. 1910.
1969. **Roth, Wilhelm**, Die Korrosion der Schale bei unseren Süßwasserschnecken. Blätt. Aquar.-Terrar.-Kd. XXI. 1910.
1970. **Rust, E. W.**, Edible Snails. Yearbook U. S. Dept. Agric. 1914. 1915.
1971. **Sarbazès, J.**, Perte de poids considérable subie par diverses espèces du genre Helix mises à jeuner. Act. Soc. Linn. Bordeaux LVII.
1972. **Schmalz, K.**, Einige abnorme Gehäuse von Land- und Süßwasser-Gasteropoden. Abhdlg. Senckenbg. Nat.-Forsch. Ges. XXXII. 1910.
1973. **Schmid, G.**, Über Spielarten von Cepaea. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.
1974. **Schmid, O.**, Zur Variabilität der Clausilia (Alinda) biplicata Mont. Ibid. LI. 1919.
1975. **Schreitmüller, W.**, Eine Abnormität von Limnaea stagnalis L. Blätt. Aquar.-Terrar. Kd. XXIV. 1913.
1976. **Seèerov, S.**, Über die experimentell erzeugten Doppel-, Dreifach- und Mehrfachbildungen der Fühler bei den Schnecken, speziell bei der Limnaea stagnalis (L.). Arch. Entw.-Mech. XL. 1914.
1977. **Simroth, H.**, Über einen eigentümlichen Schalendefekt eines Thaumastus Zool. Anz. XXXVIII. 1911.
1978. **Stelfox, A. W.**, A Cross between Typical Helix aspersa and var. exalbida: its Results and Lessons. Journ. Conch. London XIV. 1915.

1979. **Stelfox, A. W.**, Researches into the Hereditary Characters of some of Our British Mollusca. Pt. II. Helix aspersa Müll. and H. nemoralis L. Journ. Conch. London XV. 1918.
1980. **Strebel, H.**, Über abnorme Bildungen an Schneckengehäusen. Zool. Anz. XXXIX. 1912.
1981. **Techow, G.**, Mißbildungen bei der Fühlerregeneration von Süßwasserschnecken. Zool. Anz. XXXV. 1910.
1982. **Wilkens**, Eigenartige Verwendung von Conchylien zu einem Kunstwerk. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLII. 1910.
1983. **Wolterstorff, W.**, Über eine auffällige Abnormität (Skalaridenform) von Planorbis sp. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. IV. 1907.
1984. **Yung, E.**, Sur les anomalies des tentacules chez Helix pomatia et Arion empiricorum. C. R. Soc. helvét. Sc. nat. 90me Sess. 1907. — Arch. Sc. phys. nat. Genève XXIV. 1907. — Act. Soc. helvét. Sc. nat. 90me Sess. 1907.

B. Klassifikation, Phylogenie. Einzelne Familien, Gattungen und Arten.

(Hierher auch Arbeiten aus D. und G.)

1985. **Backer, F. C.**, The Limnaeidae of North and Middle America recent and fossil. Spec. Public. No. 3, Chicago Acad. Sc. XVI. 1911.
1986. **Baldwin, D. D.**, Descriptions of New Species of Achatinellidae, from the Hawaiian Islands. Nautilus XXII. 1908.
1987. **Boettger, C. R.**, Ein Beitrag zur Erforschung der europäischen Heliciden. Nachrichtsbl. d. Deutsch. malak. Ges. XLI. 1909.
1988. ——, Einiges über die Helicidengattung Klikia Pilsbry. Ibid. XLIV. 1912.
1989. **Boettger, O.**, Neue Nenia; Bestimmungsschlüssel und Literaturnachweise für die bis jetzt bekannten Nenia-Arten (Clausiliidae). Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLI. 1909.
1990. ——, Weitere Mitteilungen über südamerikanische Nenia-Arten. Ibid. XLII. 1910.
1991. **Borcherding, F.**, Monographie der auf der Sandwichinsel Kauai lebenden Molluskengattung Carelia H. u. A. Adams. Abhdlg. Senckenbg. Nat. Ges. XXXII. 1910.
1992. **Burnup, H. C.**, A Revision of "A Survey of the Species and Varities of Pupa, Drap. (Jaminia Risso), occuring in South Africa" etc. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) VII. 1911.
1993. ——, The Genus Sculptaria Pfeiffer, with descriptions of three new Species. Ann. Natal. Mus. V. 1923.
1994. **Caziot, E.**, Étude sur les Helix elegans Drap. et scitula Crist. u. Jan. Bull. Soc. Zool. France XXXIII. 1908.
1995. ——, Étude sur le Pupa hassiaca de L. Pfeiffer. Ibid. XXXVI. 1909.
1996. ——, Étude sur quelques espèces de Pupidae de la section torquilla et du Groupe du Pupa frumentum. — Étude de quelques Pupa de la section des torquilla. — Étude sur la dispersion géographique des Pupa polyodon Drap., ringicula Mich. et montserratica Fagot. Bull. Soc. Zool. France XXXV. 1910.
1997. —— und **E. Margier**, Étude historique de la classification des Pupa du système européen. — Classification proposée pour les espèces de la région paléarctique de la famille des Pupidae (ancien genre Pupa). Bull. Soc. Zool. France XXXIV. 1909.
1998. —— und **E. Thieux**, Étude sur la Helix algériens et espagnols des groupes lactea Müller et myristigma Bourgt. Bull. Soc. Zool. France XXXVI. 1911.
1999. **Collier, E.**, Notes on the Section Tachea of Helix. Journ. Conch. London XIV. 1913.

2000. **Collinge, W. E.**, Description of a New Species of Slug of the Genus Atopos from Java. Journ. Conch. Manchester XII. 1908.

2001. **Colosi, G.**, Sul sistema dei Gasteropodi. Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino XXXVI. 1921.

2002. **Cooke, A. H.**, Presidential Address. The genus Clausilia; a study of its geographical distribution, with a few notes on the habits and general economy of certain species and groups. Proc. malac. Soc. London XI. 1915.

2003. **Dall, W. H.**, Notes on Planorbis and its Subdivisions. Proc. malac. Soc. London VIII. 1908.

2004. **Dybowski, W.**, Beitrag zur Kenntnis der Binnen-Mollusken Litauens. Familie Limnophysidae m., monographisch bearbeitet. Ann. Mus. Zool. Acad. Pétersburg XIII. 1908.

2005. **Ehrmann, P.**, Zur Naturgeschichte der Campylaea phalerata Zgl. Abhdlg. Senckenbg. Nat. Ges. XXXII. 1910.

2006. **Fischer, K.**, Die Begattung bei *Limax maximus*. Jena. Zeitschr. Nat. LV. 1917/19.

2007. **Franz, V.**, Tiefenschnecken des Genfersees und ihre Abstammungsverhältnisse. Nat. Wochenschr. XXXV. 1920.

2008. **Germain, L.**, Catalogue of the Planorbidae in the Indian Museum, Calcutta. Part. I. — Rec. Ind. Mus. XXI. 1921.

2009. **Geyer, D.**, Die deutschen Pupilla-Arten. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLII.

2010. **Godwin-Austen, H. H.**, Morphological Observations on Genera of the Families Cyclostomidae and Helicidae. Rep. Sokotra Exped. Liverpool Mus. 1908.

2011. ——, On the Animals of Genera and Species of Mascarene Land-Mollusca belonging to the Family Zonitidae coll. by M. E. Dupont. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) II. 1908.

2012. **Gude, G. K.**, Observations on a Number of Plectophylis collected in Tonkin with Description of four New Species. Journ. Conch. Paris LV. 1907.

2013. **Hanna, G. D.**, The American Species of Sphyradium with an Inquirly as to their Generic Relationships. Proc. U. S. Nation. Mus. XLI. 1911.

2014. **Hedley, Ch.**, Aneitea and its allies. Proc. R. Soc. Queensland V. 1889.

2015. **Hesse, P.**, Kritische Fragmente. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. 1908—1924.

2016. ——, Die systematische Stellung von Helix leachii Fér. und gyrostoma Fér. Z. Jb. Syst. XXVII. 1908.

2017. ——, Die Gattung Hyalinia. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVI. 1914.

2018. ——, Beiträge zur näheren Kenntnis der Subfamilie Fruticicolinae. Arch. Molluskenkd. LIII. 1921.

2019. ——, Beiträge zur näheren Kenntnis der Familie Vitrinidae. Arch. Molluskenkd. LV. 1923.

*2020. **Ihering, H. v.**, System und Verbreitung der Heliciden. Verhdlg. Zool.-Bot. Ges. Wien 1909.

*2021. ——, Zur Kenntnis der südamerikanischen Heliciden. Abhdlg. Senckenb. Nat. Ges. XXXII. 1910.

2022. **Kobelt, W.**, Katalog der lebenden schalentragenden Mollusken der Abteilung Agnatha. Jahrb. Nassau. Ver. Nat. Wiesbaden LXIII. 1910.

2023. **Lindholm, W. A.**, Über Physa acuta und deren Vorkommen in Rußland. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLII. 1910.

2024. **Lindholm, W. A.**, Bemerkungen über einige Hyalinien Rußlands nebst Beschreibung einer neuen Art. Ibid. XLIII. 1911.

2025. **Lutz, A.**, Caramujos de agua dolce do genero Planorbis, observatos no Brasil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz X. 1918.

2026. **Meisenheimer, J.**, Die Weinbergschnecke Helix pomatia L. (Monographien einheimischer Tiere, Bd. IV.) Leipzig 1912.

*2027. **Pfeiffer, W.**, Die Gattung Triboniophorus. Zool. Jahrb. Abt. Anat. XIII. 1900.

2028. **Pilsbry, H. A.**, New Clausiliidae of the Japanese Empire. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia LIX. 1907; LX. 1908.

2029. ——, Notes on the Classification of the Tornatellinidae. Nautilus XXIII. 1910.

2030. ——, The Distribution of Oahuan Species of Amastra. Ibid. XXV. 1911.

*2031. ——, A Study of the Variation and Zoogeography of Liguus in Florida. With Field-Notes of Mr. Clarence B. Moore. Journ. Acad. Nat. Sc. Phil. (2) XV. 1912.

*2032. **Plate, L.**, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Abt. Anat. IX. 1895.

2033. **Pallary, P.**, Bemerkungen über einige Arten der Gattung Archelix. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVI. 1914.

2034. **Pollonera, C.**, Spedizione al Ruwenzori di S. A. R. Luigi Amedeo di Savoia duca degli Abruzzi. VII. Vaginulidae e Urocyclidae. Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino XXI. 1906.

*2035. ——, Molluschi Stylommatophora. Ruwenzori. Relationi scientifiche. 1909.

2036. ——, Note Malacologiche. IV. Sui Limacidi della Siria e della Palestina. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino XXIV. 1909.

2037. **Ponsonby, J. H.**, Notes on the Genus Libera. Proc. malac. Soc. London IX. 1910.

2038. ——, Note on Sculptaria Pfeiffer. Ibid. IX. 1910.

2039. **Robbins, W. W.** und **T. D. A. Cockerell**, Notes on two Slugs of the Genus Veronicella. Proc. U. S. Nat. Mus. XXXVI. 1909.

2040. **Robson, G. C.**, On Aporemodon, a remarkable new Pulmonate Genus. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) XI. 1913.

2041. **Roszkowski, W.**, Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman. Zool. Anz. XL. 1912.

2042. ——, A propos des Limnées de la faune profonde du lac Léman. Ibid. XLIII. 1913.

2043. ——, Étude sur les Limnées de la region profonde du lac Léman. Verhdlg. schweiz. nat. Ges. Vers. XCV. T. 2. 1913.

2044. ——, Contribution à l'étude des limnées du Lac Léman. Rev. Suisse Zool. XXII. 1914.

2045. **Schermer, E.**, Unsere einheimischen Schnirkelschnecken. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. XIV. 1917.

*2046. **Simroth, H.**, Über den Ursprung des Liebespfeiles. Verhdlg. Deutsch. Zool. Ges. 1909.

*2047. ——, Kaukasische und asiatische Limaciden und Raublungenschnecken. Ann. Mus. Zool. Acad. Sc. St.-Pétersbg. XV. 1911.

2048. **Smith, E. A.**, A List of the known Species of Clausilia from China. Proc. malac. Soc. London XI. 1915.

2049. **Strebel, H.**, Revision der Unterfamilie der Orthalicinen. Mitt. nat. Mus. Hamburg XXVI. 1909.

2050. **Suter, H.**, Revision of the New Zealand Species of the Genus Isidora, with Description of a New Subspecies. Trans. Proc. New Zealand Inst. XXXVII. 1905; XXXVIII. 1906.

2051. ——, The new Zealand Athoracophoridae, with description of two new forms. Proc. malac. Soc. London VIII. 1909.

*2052. **Thiele, J.**, Eine arabische Ennea und Bemerkungen über andere Arten. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1910.

2053. ——, Zur Systematik der Mollusken. Arch. Molluskenkd. LIII. 1921.

2054. **Vilmorin, Ph. de,** Observations sur les Glandines à Verrières-le-Buisson. C. R. Acad. Sc. Paris CLV. 1912.
2055. **Wagner, A.,** Über die zeitliche Entwicklung der Clausiliiden und deren Beziehungen zu anderen Gruppen der Stylommatophoren. Arch. Molluskenkd. LIII. 1921.
2056. **Walker, B.,** A Revision of the Ancyli of South Africa. Nautilus XXV. 1912.
2057. **Wenz, W.,** Zur Kenntnis der Gattung Strobilops Pils. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVIII. 1916.

C. Biologie.

(Hierzu viele Arbeiten unter A., B., D. und F.)

2058. **Adams, L. E.,** Observations on the Pairing of Arion ater. Journ. Conch. London XIII. 1910.
2059. ——, The Track of Limax flavus L. Journ. Conch. London XIII. 1912.
2060. **Amrein, Ch.,** Über Schneckenzucht. Schweiz. landwirtsch. Zeitschr. XXXIV. 1906.
2061. **Ankert, H.,** Schnecken im Winter. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.
2062. **Arey, L. B.** und **W. J. Crozier,** The "Homing Habits" of the Pulmonate mollusk Onchidium. Proc. nation. Acad. Sc. Washington IV. 1918.
2063. **Baudisch, F.,** Schnecke und Nonne. Centralbl. ges. Forstwesen XXXIV. 1908.
*2064. **Bellion, M.,** Note sur l'hibernation de l'Escargot (Helix pomatia). C. R. Soc. Biol. Paris LXVI. 1909.
2065. **Benthem-Jutting, W. S. S.,** Biologische Betrachtungen an Mollusken. Arch. Molluskenkd. LV. 1923.
2066. **Bettencourt, A.** und **J. Borges,** Rapport de la Mission de l'Institut Camara Pestana pour l'étude de la Bilharziose au Portugal etc. Arquivos Inst. Bacter. Camara Pestana, Lisbonne V. 1922.
2067. **Boettger, C. R.,** Carabus morbillosus Fabr. und Otala tigri Gerv., eine Anpassungsstudie. Abhdlg. Senckenb. Nat. Ges. XXXVII. 1921.
2068. **Boycott, A. E.,** Snails in Winter. Field Natural. Quarterly I. 1902.
2069. **Boyd, M. F.,** A possible intermediate host of Fasciola hepatica L. 1758 in North America. Journ. Parasit. VII. 1921.
2070. **Braun, M.,** Über eine Art Stimme bei Helix aperta. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XIX. 1887.
2071. ——, Über die Kopulation der Landschnecken. Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg XLIX. 1909.
2072. **Brockmeier, H.,** Eine neue Erklärung für das Schwimmen mancher Schnecken an der Oberfläche des Wassers. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XIX. 1887.
2073. ——, Wie kriechen unsere Wasserschnecken an der Wasseroberfläche? Nat. Wochenschr. XXIV. 1909.
2074. **Buchner, O.,** Die Größenextreme bei unseren einheimischen Land- und Süßwassermollusken. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.
2075. **Cardot, H.,** Les mœurs de l'escargot. Nature Paris. Ann. XL. 1912.
2076. **Carter, C. S.,** Notes on the Pairing of "Limax maximus". Trans. Lincolnsh. Nat. Union. 1906.
2077. **Cawston, F. G.,** Fresh-Water Snails Responsible for the Spread of Bilharzia Disease in Portuguese East Africa. Journ. trop. Med. Hyg. London XXV. 1922.
2078. ——, Distribution of snails serving as intermediate hosts of flukes in South-Africa. Parasitol. XVI. 1924.
2079. **Cole, W. H.,** The number of eggs and periodicity in the egg-laying of Planorbis. Anat. Rec. XXVI. 1923.

2080. Colgan, N., On the Reproduction of the Common Garden Snail, Helix aspersa. Irish Natural XXVII. 1918.

2081. Colton, H. S., Some Effects of Environment on the Growth of Lymnaea columella. Say. Proc. Acad. Nat. Sc. Phil. LX. 1908.

2082. ——, Lymnaea columella and Self-fertilisation. Proc. Acad. nat. Sc. Phil. LXIV. 1912.

2083. Cooke, A. H., The distribution and habits of Alopia, a subgenus of Clausilia. Proc. malac. Soc. London X. 1912/13.

2084. Coupin, H., Ce qu'on voit dans un escargot: une Leçon d'observation. Cosmos Paris. N. S. LXVII.

2085. Dawson, J., The Biology of Physa. Behav. Monogr. I.

2086. Dean, J. D., Periodic Variation in Limnaea pereger Müll. Journ. Conch. London XIII. 1910.

2087. Degner, E., Über einen Abwehrreflex bei Physa fontinalis L. Arch. Molluskenkd. LIII. 1921.

2088. Ehrmann, P., Zur Frage der Bestäubung von Blüten durch Schnecken. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.

2089. Elliot, W. T., Note on the Malacophagous Propensities of Helix nemoralis L. Proc. malac. Soc. London XIII. 1918.

2090. Ewald, Anpassung der Landschnecken an den Standort. Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg LIII. 1912.

2091. Finkler, W., Beobachtungen über das Winter„einschlafen" der Weinbergschnecke (Helix pomatia). Blätt. Aquar.-Terrar.-Kd. XXXIV. 1923.

2092. Foertsch, L., Frißt Limnaea stagnalis Polypen? Blätt. Aquar.-Terrar.-Kd. XX. 1909.

2093. Franz, V., Sexualia aus dem Tierreich. Med. Klinik VIII. 1912.

2094. Friedrich, H., Fleischfressende deutsche Landschnecken. Kosmos Stuttgart XV. 1918.

2095. Germain, L., Migrations et Acclimatement malacologique dans la vallée de la Loire. Ann. Sci. Nat. Paris (10) V. 1922.

2096. Geyer, D., Schneckengärten. Kosmos Stuttgart. VI. 1909.

2097. ——, Snail Gardens. A Curious French Industry. Scient. Amer. Suppl. LXVIII. 1909.

2098. Godwin-Austen, H. H., The Dispersal of Land Shells by the Agency of Man. Proc. malac. Soc. London VIII. 1908.

2099. Gondermann, K., Limnaea stagnalis als Fischräuber. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. VII. 1910.

2100. Green, E. E., The Wanderings of a Gigantic African Snail. Zoologist. (4) XV. 1911.

2101. Haller, B., Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Ein Beitrag zur stufenweisen Entfaltung dieser bei den Achordaten. Arch. mikr. Anat. LXXXI. 1913.

2102. Heikertinger, F., Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Biol. Centralbl. XXXIV. 1914.

2103. Hewitt, C. G., The Occurrence of a Slug (Limax sp.) in the Human S tomach Parasitology VII. 1914.

2104. Hoffmann, Ph., Schneckenbekämpfung im Garten. Prakt. Blätt. Pflanzenbau und Pflanzenschutz XIII. 1915.

2105. Hofmann, E., Ein neuer Fund von gehäuften Schalenmißbildungen bei Planorbis planorbis L. Arch. Molluskenkd. LVI. 1924.

2106. ——, Über den Begattungsvorgang von Arianta arbustorum L. Jena. Zeitschr. Naturwiss. LIX. 1923.

2107. **Holdhaus, K.**, Über die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein. Verhdlg. 8. intern. Zool. Congr. Graz 1912.
2108. **Holzfuss, E.**, Von der Nahrung unserer Schnecken. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. VII. 1910.
2109. ——, Neue biologische Beobachtungen an unseren Süßwasserschnecken. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. XI. 1914.
2110. ——, Selbstbefruchtung einiger Süßwasserschnecken. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVI. 1914.
2111. ——, Bemerkungen zu dem Kapitel über die Selbstbefruchtung unserer lungenatmenden Süßwasserschnecken. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. XIII. 1916.
2112. **Honigmann, H.**, Zur Biologie von Chilotrema lapicida L. Der Naturfreund I. 1907.
2113. **Iltis, H.**, Über eine Symbiose zwischen Planorbis und Batrachospermum. Biol. Centralbl. XXXIII. 1913.
2114. **Jousseaume, F.**, Bruit de clappement produits par des limaces. Differents modes de locomotion chez les mollusques pulmonés. Bull. Soc. Zool. France XXXIV. 1909.
2115. **Kobelt, W.**, Das Aquarium und die Biologie der Süßwasserschnecken. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. IV. 1907.
2116. **Kühn, W.**, Beiträge zur Biologie der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Zeitschr. Wiss. Zool. CIX. 1914.
2117. **Künkel, K.**, Vermehrung und Lebensdauer der Limnaea stagnalis L. Nachrichtsbl. d. Deutsch. malak. Ges. XL. 1908.
*2118. ——, Zuchtversuche mit Campylaea cingulata Studer. Abhdlg. Senckenb. Nat. Ges. XXXII. 1910.
2119. ——, Zur Biologie der Lungenschnecken. Ergebnisse vieljähriger Züchtungen und Experimente. Heidelberg. 1916.
2120. **Lams, H.**, Note sur la biologie sexuelle d'un Gastéropode pulmoné (Arion empiricorum). C. R. Soc. Biol. Paris LXII. 1907.
2121. **Lang, A.**, Über den Saisonschlaf der Tiere. Schweiz. Pädag. Zeitschr. 1899.
2122. **Legendre, R.**, Recherches sur la nanisme expérimental. Influence des Excreta. Arch. Zool. expér. (4) VIII. 1908.
2123. ——, Sur un facteur important du nanisme expérimental: les excreta. C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. XXX. pt. 1/2. 1908.
2124. **Liebig, Th.**, Beobachtungen an Planorbis corneus var. rosea. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. IX. 1912.
2125. **Lindinger, L.**, Biologische Beobachtungen an Mollusken. Mitt. nat. Ges. Nürnberg II. 1908.
2126. **Long, W. D.**, On the Pairing of Limnaea pereger with Planorbis corneus. Proc. malac. Soc. London VII. 1908.
2127. **Longstaff, J.**, Feeding-Tractes of Gasteropoda. Proc. Linn. Soc. London. Sess. CXXV. 1913.
2128. ——, Observations on the Habits of Cochlitoma zebra var. fulgurata (Pfeiffer) and C. zebra var. obesa (Pfeiffer) in Confinement. Proc. Zool. Soc. London 1921.
2129. **Lorang, Ch. v.**, Die Lebensweise von Planorbis corneus, Vivipara vera und Limnaea stagnalis im Aquarium. Blätt. Aquar.-Terrar.-Kd. XXV. 1914.
2130. **Lorenz, F.**, Einiges über Mimikry. Zeitschr. Naturwiss. LXXVIII. 1906.
2131. **Lutz, A.**, Schistosomum mansoni and Schistosomatosis observed in Brazil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz XI. 1919.
2132. ——. Über zwei Urogonimusarten und ein neues Leucochloridium aus einem neuen Wirt. Ibid. XIII. 1921.
2133. ——, Sobre a occorencia da Fasciola hepatica no Estado do Rio de Janeiro. Bol. Inst. Oswaldo Cruz I. 1921.

2134. **Megušar, F.**, Regeneration der Tentakel und des Auges bei der Spitzschlammschnecke (Limnaea stagnalis L.). Arch. Entw. Mech. XXV. 1907.

2135. **Mokrzecki, S.**, Über den Parasitismus von Fliegen (Diptera) im Körper von Landschnecken. Zeitschr. wiss. Insektenbiol. XVIII. 1923.

2136. **Müller, E.**, Arion subfuscus Drap. und seine Nahrung. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLV. 1913.

2137. ——, Benagen die Weichtiere gegenseitig ihre Gehäuse? Zeitschr. nat. Abt. nat. Ver. Posen XXIII. 1916.

2138. **Olshausen**, Geschwindigkeit in der organischen und anorganischen Welt. Hamburg 1903.

2139. **Paravicini, E.**, Die Eiablage zweier javanischer Landschnecken. Arch. Molluskenkd. LIII. 1921.

2140. **Paravicini, E. M. M.**, Jets over schadelijke en nuttige weekdieren van tropisch Azie. Teysmannia. 1922.

2141. **Piéron, H.**, La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. C. R. Acad. Paris CIIIL. 1908.

2142. ——, Le sens chimique des limnées. C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. XXXVII. 1909.

2143. **Popovici-Baznosanu, A.**, L'influence de quelques facteurs sur l'accroissement des Gastéropodes d'eau douce. Arch. Zool. expér. LX. 1921.

2144. **Rajat, H.**, Influence de la température de l'eau ambiante sur la croissance des Mollusques aquatiques. C. R. Soc. Biol. Paris LX. 1906.

2145. ——, La vie des mollusques (Limnaea limosa) dans les milieux artificiellement colorés. Ibid. LXXX. 1917.

2146. ——, L'action du chlorure de sodium sur les mollusques aquatiques. Ibid. LXXX. 1917.

2147. —— und **G. Péju**, Relations entre les variations de forme et de taille des mollusques aquatiques et la température du milieu ambiant. C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. XXXV. 1906.

2148. **Reinhart, H.**, Symbiose von Schnecken und Algen. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. XI. 1914.

2149. **Ricklefs**, Ein paar Bemerkungen. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVI. 1914.

2150. **Riedel, K.**, Die Kopulation von Limnaea stagnalis. Blätt. Aquar.-Terrar.-Kd. XX. 1909.

*2151. **Robson, G. C.**, On a case of presumed viviparity in Limicolaria. Proc. malac. Soc. London X. 1912.

2152. **Roewer, C. F.**, Beiträge zur Histogenese von Cercarium helicis. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. XLI. 1906.

2153. **Rolet, A.**, La lutte contre les limaces. La Nature. Ann. XLII. 1914.

2154. **Roos, H.**, Überwinterungsversuche mit Helix pomatia L. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.

2155. **Rosanoff, S.**, Sur la régeneration de la tête chez Helix. Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbg. XLI. Zool. 1912.

2156. **Rossbach, E.**, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Redien. Zeitschr. Wiss. Zool. LXXXIV. 1906.

2157. **Roth, W.**, Zur Ehrenrettung der Paludina? Natur und Haus XIV. 1906.

2158. **Schermer, E.**, Die Atmung der Süßwasserlungenschnecken. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. XIV. 1917.

2159. **Schmid, G.**, Die Lichtflucht der Clausilien. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.

2160. —— , Leucanthemum vulgare Lmk. und Schneckenbestäubung. Ibid. L. 1918.

2161. **Schreitmüller, W.**, Nochmals Limnaea stagnalis L. als „Polypenvertilgerin". — Blätt. Aquar.-Terrar.-Kd. XX. 1909.
2162. **Sellards, E. H.**, Food Habits of the Snail Bulimulus dormani Binney. Science N. S. XXIV. 1906.
2163. **Siegel, L.**, Warum ist die große Wegschnecke (Arion empiricorum) manchmal pechschwarz? Natur und Haus XVII. 1909.
2164. **Simroth, H.**, Quelques remarques sur la locomotion des Gastéropodes. Bull. Soc. Zool. France XXXV. 1910.
2165. **Soffel, K.**, Fortpflanzung von Planorbis corneus. Zool. Beobachter. XLVII. 1906.
2166. ——, Atemgeräusche bei Schnecken. Ibid. XLVII. 1906.
2167. **Standen, R.**, On the Calcareous Eggs of Terrestrial Mollusca. Journ. Conch. London XV. 1917.
2168. **Swanton, E. W.**, The edible Mollusks of the British Isles. Journ. Conch. London XVII. 1923.
2169. **Taylor, J. W.**, Biology of the Mollusca: Based chiefly upon a Study of one of our commonest Species, Helix aspersa. Journ. Conch. London XIII. 1912.
2170. **Vayssière, A.**, Étude biologique sur le Glandina guttata Crosse et P. Fischer. Journ. Conch. Paris LXIII. 1917.
2171. **Vignal, L.**, Sur la voracité des Zonites algirus L. Journ. Conch. Paris LXIII. 1917.
2172. **Vlès, F.**, Sur les bruits émis par des Helix pendant leur progression. Bull. Soc. Zool. France XXXIV. 1909.
2173. ——, Observations sur la locomotion d'Otina otis Turt. Remarques sur la progression des Gastéropodes. Ibid. XXXVIII. 1913.
2174. **Vohland, A.**, Zum Winterdeckel von Pomatia pomatia L. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLV. 1913.
2175. **Vosseler, J.**, Der Laich einer Vaginula. Zool. Anz. XLI. 1913.
2176. **Walter, H. E.**, The Behavior of the pond snail, Limnaeus elodes Say. Cold Spring Harbor. Monogr. N. VI. Brooklyn 1906.
2177. **Weber, A.**, Einfluß der Nahrung auf die Farbe von Tier und Schale einiger Wasserschnecken. Zool. Jahrb. Abt. Syst. XLII. 1920.
2178. **Yung, E.**, La sensibilité des Gastéropodes terrestres pour la lumière. Arch. Sc. phys. nat. Genève (4) XXX. 1910. — C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève XXVII. 1910.
2179. ——, De l'insensibilité et de la cécité de l'Escargot des vignes (Helix pomatia L.). C. R. Acad. Sc. Paris CLIII. 1911.
2180. **Zaunick, R.**, Symbiose zwischen Algen und Süßwassermollusken. Sammelreferat. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVI. 1914.
2181. ——, Die biologische Bedeutung des Schneckenschleims. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVII. 1915.
2182. ——, Die Befruchtung der Pflanzen durch Schnecken. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVIII. 1916.
2183. **Ziegeler, M**, Schneckenfraßspuren. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kd. VII. 1910.
2184. **Züllig**, Das Halten von Schnecken. Schweiz. landwirtsch. Zeitschr. XXXIV.
2185. † † †, Schneckengärten im Allgäu. Allg. Fischerei-Zeitg. XXIX. 1904.

D. [u. E.] Anatomie, Histologie und Physiologie.

(Hierzu viele Arbeiten aus B. und C.)

2186. **Alexandrowicz, J. St.**, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VI. Zur Kenntnis der Cellulose und des celluloselösenden Fermentes im Hepatopankreassaft der Schnecke (Helix pomatia). Arch. ges. Physiol. CL. 1913.

2187. **Argaud** und **L. Bounoure**, Contribution à l'étude anatomique et histologique du tube digestif d'Arion rufus. Journ. Anat. Physiol. Paris XLVI. 1910.

2188. **Babák, E.**, Die Mechanik und Innervation der Atmung (Mollusken). Handbch. vergl. Physiol. (Winterstein) I., 2 Jena. 1921.

*2189. **Bäcker, R.**, Zur Kenntnis des Gastropodenauges. Zool. Anz. XXV. 1902 und Arb. Zool. Inst. Wien XIV.

2190. **Baglioni, S.**, Physiologie des Nervensystems (Mollusken). Handbch. Vergl. Physiol. (Winterstein) IV. Jena. 1913.

2191. ——, Die niederen Sinne (Mollusken). Handbch. Vergl. Physiol. (Winterstein) IV. Jena. 1913.

2192. **Baker, H. B.**, Notes on the Radula of the Helicinidae. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. 1923.

2193. **Bang, Th.**, Zur Morphologie des Nervensystems von Helix pomatia L. Zool. Anz. XLVIII. 1917.

2194. **Barfurth, D.**, Über den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber. Arch. mikr. Anat. XXII. 1883.

2195. ——, Vergleichend histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Ibid. XXV. 1885.

2196. **Baunacke, W.**, Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken. Biol. Centralbl. XXXIV. 1914.

2197. ——, Equilibrium and Equilibrium Organs in Lower Animals. The Special Sense of "Up and Down". Scient. Amer. Suppl. LXXVII. 1914.

2198. **Beck, K.**, Anatomie deutscher Buliminus-Arten. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. XLVIII. 1912.

2199. **Bellion, M.**, Diminution des sucres chez l'escargot (Helix pomatia L.) pendant la période d'activité. C. R. Soc. Biol. Paris LXIII. 1907.

2200. —— Les échanges respiratoires chez l'escargot (Helix pomatia L.). Ibid. LXVI. 1909.

2201. **Berg, H.**, Histologischer Bau der gefingerten Drüse bei Helix pomatia. Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg XL. I. C. R. 1909.

2202. **Bertrand, G.** u. **H. Agulhon**, Sur la présence du manganèse dans la série animale. C. R. Acad. Sc. Paris CLV. 1912 und Bull. Soc. chim. France (4) XIII. 1913.

2203. —— ——, Sur la présence du bore dans la série animale. C. R. Acad. Sc. Paris CLVI. 1913.

*2204. **Bial, M.**, Ein Beitrag zur Physiologie der Niere. Arch. ges. Physiol. XLVII. 1890.

*2205. **Biedermann, W.**, Über das Herz von Helix pomatia. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien LXXXIX. 1884.

2206. ——, Zur Physiologie der glatten Muskeln. Arch. ges. Physiol. XLVI. 1898.

2207. ——, Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschale. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. XXXVI. 1901.

2208. ——, Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung (Mollusken). Handbch. Vergl. Physiol. (Winterstein) II. 1, Jena. 1911.

2209. ——, Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen (Mollusken) in: Handbch. Vergl. Physiol. (Winterstein) III. 1a, Jena. 1914.

2210. **Bierry, H.**, Ferments digestifs du manninotriose et de ses dérivés. C. R. Acad. Sc. Paris CLII. 1911.

2211. ——, Ferments digestifs des Hexotrioses et du Stachyose. C. R. Acad. Sc. Paris CLII. 1911.

2212. — —, Über Raffinose und Gentianose spaltende Fermente. Biochem. Zeitschr. XLIV. 1912.

2213. **Bierry, H.**, Ferments digestifs chez Helix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris LXXVI. 1914.
2214. —— und **J. Giaja**, Digestion des glucosides et des hydrates de carbone chez les mollusques terrestres. C. R. Soc. Biol. Paris LXI. 1906.
2215. —— ——, 1. Sur la digestion des mannanes et des galactanes. C. R. Soc. Biol. Paris LX. 1906. — 2. Sur la digestion des glucosides et du lactose. Ibid. — 3. Sur les ferments solubles qui dédoublent la populine et la phloridzine. Ibid. LXII. 1907.
2216. —— ——, Untersuchungen über die Mannane, Galaktane und Cellulosen angreifenden Enzyme. Biochem. Zeitschr, XLVI. 1912.
2217. —— und **A. Ranc**, Dédoublement du lactose et de ses dérivés par les lactases animales. I. Lactose-urée. C. R. Soc. Biol. Paris LXVI. 1909.
2218. **Billard, G.**, Note sur les ferments hydrolysant les hydrates de carbone chez l'Helix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris LXXVI. 1914.
2219. **Blanchard, R.**, Quelques cas de pseudo-parasitisme et de xéno-parasitisme. Bull. Soc. Path. exot. IX. 1916.
2220. **Boll, F.**, Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Arch. mikr. Anat. 1869, Suppl.
2221. **Boulangé, H.**, Observation sur une anomalie de l'appareil génital chez un Helix pomatia. Feuille jeun. Natural. (5) XLIV. 1914.
2222. **Bowell, E. W.**, On the Anatomy of Vitrea scharffi. — On the Radulae of Vitrea helvetica Blum. and the Allied Species. Proc. malac. Soc. London VIII. 1908.
2223. ——, On the Anatomy of Vitrina pyrenaica. Irish Natural. XVII. 1908.
2224. ——, On the Radulae of the British Helicids. Proc. malac. Soc. London VIII. 1909; X. 1912; XI. 1914.
2225. ——, On the Radula and Maxilla of Oxystyla undata Brug. Proc. malac. Soc. London XI. 1914.
2226. ——, Note on the Radula of Pyramidula rupestris. Ibid. XI. 1914.
2227. **Boycott, A. E.**, The Radula of Hyalinia. — I. Growth of the Radula in Hyalinia helvetica. — II. Variation in the Radula of Hy. helvetica. — III. The Radular Characteristics of Hyalinia helvetica from different localites. Journ. Conch. London XIV. 1914/15.
2228. ——, Note on the Duct of the Spermatheca of Hyalinia excavata. Proc. malac. Soc. London XI. 1915.
2229. ——, Note on the Genitalia of Theba canthiana. Mont. Journ. Conch. London XV. 1916.
2230. ——, Preliminary Note on the Genitalia of Acanthinula lamellata Jeff. Journ. Conch. London XV. 1917.
2231. ——, The Genitalia of Acanthinula aculeata. Proc. malac. Soc. London XII. 1917.
2232. ——, The Genitalia of Azeca tridens and Cochlicopa lubrica. Journ. Conch London XVI. 1919.
2233. —— und **J. W. Jackson**, Observations on the Anatomy of Helicella heripensis Mabille. Journ. Conch. London XIV. 1914.
2234. —— ——, A Further Note on Pigmentation in Helicella gigaxii. Journ. Conch. London XIV. 1914.
2235. **Bruntz, L.** und **L. Spillmann**, La coloration des leucocytes doit avoir une signification physiologique. C. R. Acad. Paris CLII. 1911.
2236. **Buddenbrock, W. v.**, Einige Bemerkungen über den Lichtsinn der Pulmonaten. Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., Abt. B. 1916. Abh. Nr. 1. 1916.
2237. ——, Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. XXXVII. 1920.

2238. **Bütschli, O.**, Untersuchungen über organische Kalkgebilde usw. Abhdlg. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl., N. F. VI. 1908.

2239. **Burkhardt, F.**, Das Körperepithel von Helix pomatia L. Diss. Marburg 1916.

2240. **Burne, R. H.**, On the anatomy of Rhysota foullioyi. Proc. malac. Soc. London IX. 1910.

*2241. **Calugareanu, D.** und **J. Dragoin**, Sur l'epithélium respiratoire de quelques gastéropodes pulmonés. C. R. Soc. Biol. Paris LXV. 1908.

2242. **Cantacuzène, J.**, Production expérimentale d'hémo-agglutinines et de précipitines chez Helix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris LXXIX. 1916.

2243. **Car, L.**, Mechanismus der Lokomotion bei den Pulmonaten. Biol. Centralbl. XVII. 1897.

2244. **Carlson, A. J.**, The velocity of the nervous impulse in the Californian hagfish. Amer. Journ. Physiol. X.; XV.

2245. **Cavalcaselle, C.**, Sur la "Mucine" du pied de l'escargot. Arch. ital. Biol. LIII. 1910.

2246. **Clementi, A.**, Presenza della Tirosinasi nel fegato degli Anfibii e dei Gasteropodi e sua importanza per l'Ureagenesi. Arch. Farm. sper. Sc. aff. XIV. 1912. — Bull. Ass. Cultori Sc. med. nat. Roma. 1912.

2247. —— , Über die Verbreitung der Arginase im Tierreich. Arch. Fisiol. Firenze XII. 1914.

2248. **Cognetti de Martiis, L.**, Sulla funzione fagocitaria delle Basalzellen nella ghiandola ermafroditica di Helix pomatia. Nota preliminare. Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino XXV. Nr. 617. 1910.

2249. —— , Ricerche sulla distruzione fisiologica dei prodotti sessuale maschili. Mém. Acc. Sc. Torino (2) XLI. 1911.

2250. **Cole, C. J.**, An experimental study of the image forming powers of various types of eyes. Proc. Amer. Acad. Arts Sc. XLII. 1907.

2251. **Collinge W. E.**, Secretion of a violet coloured fluid by certain of the Limnaeidae. Zool. Anz. XI. 1887.

2252. **Colosi, G.**, Contributo alla conoscenza anatomica e sistematica dei Vaginulidi Sud-Americani. Ann. Mus. Hist. Nat. Buenos Aires XXXI. 1922.

2253. **Contejean, Ch.**, La respiration du limaçon. C. R. Soc. philom. Paris. 1890.

2254. **Cooke, A. E.**, Evolution in the Molluscan Radula. Journ. Conch. London XVI. 1921.

2255. **Corti, A.**, Ricerche sulla mucosa del tubo digerente di Helix pomatia L. Monit. Zool. ital. XX. 1909.

2256. **Couvreur, E.** und **M. Bellion**, Sur le sucre de l'Escargot. C. R. Soc. Biol. Paris LXIII. 1907.

2257. **Crozier, W. J.**, Concerning laws of locomotion in gasteropods. Anat. Rec. XXIV. 1923.

2258. ——, On the nervous organisation of Limax. Anat. Rec. XXIV. 1923.

2259. **Cuénot, L.**, Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Arch. Zool. expér. (2) IX. 1891.

2260. ——, La valeur respiratoire de l'hémocyanine. C. R. Acad. Sc. Paris CXV. 1892.

2261. — , Les globules sanguines et les organes lymphoides des invertébrés. Arch. Anat. micr. I. 1897.

2262. — — , La fonction excrétrice du foie des Gastéropodes pulmonés. Critique d'un travail de Biedermann et Moritz. Arch. Zool. expér. (3) VII. Notes. 1899.

2263. ——, La valeur respiratoire du liquide cavitaire chez quelques invertébrés. Trav. Labor. Arcachon. 1900/01.

2264. — , Les Organs phagocytaires des Mollusques. C. R. 9me Congrès intern. Zool. Monaco. 1914.

*2265. **Darwin, F.**, On the Structure of the Snail's Heart. Journ. of Anat. Physiol. X. 1876.
2266. **Dastre, A.**, La chlorophylle du foie chez les Mollusques. Journ. Physiol. Pathol. gén. I. 1899.
2267. —— und **N. Floresco**, Fonction martiale du foie. — Pigments hépatiques chez les invertébrés. Arch. Physiol. Paris (5) X. 1898.
2268. **Davenport, C. B.** und **W. E. Castle**, On the acclimatization of organism to high temperatures. Arch. Entw.-Mech. II. 1895.
2269. **Davies, O. B.**, The Anatomy of the Slug Cystopelta pelterdi, var. purpurea, var. nov. Proc. R. Soc. Victoria. N. S. XXIV. 1912.
2270. — , The Anatomy of two Australian Land Snails Paryphanta atramentaria Shuttleworth, and P. compacta Cox and Hedley. Proc. R. Soc. Victoria. N. S. XXV. 1913.
2271. ——, The Anatomy of Caryodes dufresnyi Leach. Proc. R. Soc. Victoria. N. S. XXVII. 1914.
2272. **Dawson, J.**, Some Physical Reactions of Physa. Amer. Journ. Physiol. XVIII. 1907.
2273. **Degner, E.**, Zur Anatomie und systematischen Stellung von Sculptaria Pfeiffer. Arch. Molluskenkd. LV. 1923.
2274. ——, Über Bau und systematische Stellung der südwestafrikanischen „Eniden". Arch. Molluskenkd. LV. 1923.
2275. **Delaunay, H.**, Sur l'azote restante du sang et du liquide cavitaire de quelques invertébrés. C. R. Soc. Biol. Paris LXXIII. 1912.
2276. ——, Sur la répartition de l'azote restante du sang et du liquide cavitaire de quelques vertébrés. C. R. Soc. Biol. Paris LXXIV. 1913.
2277. **Deschamps, A.**, Recherches d'anatomie comparée sur les Gastéropodes Pulmonés. Ann. Soc. Scient. Bruxelles XXII. Mém. 1898.
2278. **Dhéré, Ch.**, Le cuivre hématique des invertébrés et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. C. R. Soc. Biol. Paris LII. 1900.
2279. —— und **A. Burdel**, Nouvelles recherches sur la cristallisation de l'oxyhémocyanine d'escargot. C. R. Soc. Biol. Paris LXXVI. 1914.
2280. —— und **G. Vegezzi**, Sur la composition pigmentaire de l'hépatochlorophylle. C. R. Acad. Sc. Paris CLXIII. 1916.
*2281. **Distaso, A.**, Die Beziehung zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale bei Helix nemoralis L. und hortensis Müll. nebst Bemerkungen über die Entstehung des Pigmentes bei Mollusken. Biol. Centralbl. XXVIII. 1908.
*2282. **Dogiel, J.**, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. mikr. Anat. XIV. 1877.
2283. — —, Die Bedingungen der automatisch-rhythmischen Herzkontraktionen. Arch. ges. Physiol. CXXXV. 1910.
2284. **Dor, L.**, Urobiline des Gastéropodes. C. R. Soc. Paris LIV. 1902.
2285. **Dubois, R.**, Recherches sur la pourpre et sur quelques autres pigments animaux. Arch. Zool. expér. (5) II. 1909.
2286. **Du Bois-Raymond, R.**, Physiologie der Bewegung (Mollusken) in: Handbch. vergl. Physiol. (Winterstein) III., 1a. Jena. 1914.
2287. **Ebner, S.**, Cytologische Beobachtungen an der ersten accessorischen Geschlechtsdrüse von Ancylus fluviatilis Müll. Arch. Zellforsch. IX. 1912.
2288. **Eckhardt, E.**, Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. LI. 1914.
2289. **Eichwald**, Über das Mucin besonders der Weinbergschnecke. Ann. d. Chem. u. Pharm. CXXXIV. 1865 und Würzburg. med. Zeitschr. V.
2290. **Eisenmann, H.**, Untersuchungen am Gastropodenauge. Zool. Anz. LI. 1920.

2291. **Enriques, P.**, Il fegato di Molluschi e le sue funzioni. Mittlg. Stat. Neap. XV. 1901.

*2292. **Erdl, M. P.**, Dissertatio inauguralis de Helicis algirae vasis sanguiferis. Monacha 1840.

2293. **Erhard, H.**, Studien über Flimmerzellen. Arch. Zellforsch. IV. 1910.

2294. ——, Studien über „Trophospongien". Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Sekretion. Festschr. Hertwig, Bd. I. 1910.

2295. ——, Die Verteilung und Entstehung des Glykogens bei Helix pomatia usw. Verhdlg. Deutsch. Zool. Ges. XXII. 1912.

2296. ——, Studien über Nervenzellen. I. Allgemeine Größenverhältnisse, Kern, Plasma und Glia. Nebst einem Anhang über das Glykogen im Tierreich. Arch. Zellforsch. VIII. 1912.

2297. —— und **F. Zieglwallner**, Über das Auftreten von Glykogen nach Fütterung mit einigen Monosacchariden, einem Disaccharid und Fett nach morphologischen Beobachtungen an der Weinbergschnecke (Helix pomatia). Zeitschr. Biol. LVIII. 1912.

2298. **Evans, C. L.**, Toxikologische Untersuchungen an bioelektrischen Strömen. III. Mitteilung. — Zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie und Toxikologie des Herzens der Helix pomatia. Zeitschr. Biol. LIX. 1912.

2299. **Ewald, A.** und **C. F. W. Krukenberg**, Über die Verbreitung des Guanins. Untersuch. Physiol. Inst. Heidelberg IV. 1882.

2300. **Flössner, W.**, Zur Kenntnis der Schalenstruktur von Helix pomatia. Zool. Anz. XLIII. 1914.

2301. ——, Der Winterdeckel von Helix pomatia. Zool. Anz. XLIII. 1914.

2302. ——, Die Schalenstruktur von Helix pomatia. Zeitschr. wiss. Zool. CXIII. 1915.

2303. ——, Zur Biologie, Struktur und Bildungsweise des Winterdeckels von Helix pomatia. Zool. Anz. XLV. 1915.

2304. ——, Zur Bildung des Epiphragmas von Helix pomatia. Zool. Anz. XLVI. 1915.

2305. **Fosse, R.**, Présance de l'urée chez les Invertébrés et dans leurs produits d'excrétion. C. R. Acad. Sc. Paris CLVII. 1913.

2306. ——, Origine et distribution de l'urée dans la nature etc. Ann. Inst. Pasteur XXX. 1916.

*2307. **Foster, M.** und **A. G. Dew-Smith**, On the Behaviour of the Hearts of Mollusks under the Influence of electric Currents. Proc. R. Soc. London XXIII. 1875; Arch. mikr. Anat. XIV. 1877.

2308. **Frandsen, P.**, Studies on the reactions of Limax maximus to directive stimuli. Proc. Amer. Acad. Arts Sc. XXXVII. 1901.

2309. **Frankenberger, Zd.**, Zur Anatomie und Systematik der Clausilien. Zool. Anz. XLVII. 1916.

2310. ——, Über den Geschlechtsapparat von Campylaea (Liburnica) nicolai Klec. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIX. 1917.

2311. ——, Sur le cycle sécrétoire des cellules granuleuses (Cellules à Ferment) dans les glandes salivaires des Gastéropodes pulmonés. Arch. Anat. micr. Paris XIX. 1923.

2312. **Franz, V.**, Über Hautlichtsinn, Augen- und Fühlerfunktionen bei Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. XXXVIII. 1921.

2313. **Frédéricq, L.**, La digestion des matières albuminoides chez quelques invertébrés. Arch. Zool. expér. VII. 1878.

2314. ——, Sur la concentration moléculaire des tissus solides de quelques animaux d'eau douce. Arch. intern. de Physiol. II. 1905.

2315. **Freitag, C.**, Die Niere von Helix pomatia. Zeitschr. wiss. Zool. CXV. 1916.

2316. **Fuchs, R. F.**, Der Farbenwechsel und die chromatischen Hautfunktionen der Tiere. Handbch. vergl. Physiol. (Winterstein) III. 1b, Jena. 1914.
2317. **Fürth, O. v.**, Vergleichend chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena. 1903.
2318. ——, Chemie des Muskelgewebes. Handbch. Biochemie. Jena. 1909.
2319. **Galati Mosella, R.**, Osservazioni sullo sviluppo e sulla struttura della lente dell' occhio di alcuni Gasteropodi pulmonati. Monit. Zool. ital. XXVI. 1915.
2320. ——, Osservazioni sulla sensibilità chimica dei Molluschi. La sensibilità offattiva nei molluschi gasteropodi. Zool. ital. XXVII. 1916.
2321. **Gartenauer, H. W.**, Über den Darmkanal einiger einheimischer Gastropoden. Inaug.-Diss. Straßburg. 1875.
2322. **Gautrelet, J.**, Les pigments respiratoires et leur rapportes avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. Arch. Zool. expér. (4) I. 1903.
2323. ——, Contribution à l'étude des extraits organiques d'invertébrés. Action sur la pression sanguine d'extraits hépatiques et génitaux des mollusques. C. R. Soc. Biol. Paris LXIX. 1910.
2324. **Geyer, D.**, Morphologische Anpassungen bei Süßwasser-Mollusken. Schrift. Süßwasser-Meeres-Kd. II. 1924.
2325. **Giaja, J.**, Sur la présence de l'émulsine chez les animaux marins. C. R. Soc. Biol. Paris LXI. 1906.
2326. ——, Les rayons ultra-violets et l'émulsine d'Helix. C. R. Soc. Biol. Paris LXXII. 1912.
2327. ——, Influence des produits de dédoublement de l'amygdaline sur le rapport dans lequel ceux-ci apparaissent au cours de l'hydrolyse diastasique de ce glucoside. C. R. Soc. Biol. Paris LXXV. 1913.
*2328. **Glamann, G.**, Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntnis der Tracheopulmonaten. Zool. Jahrb. Abt. Anat. XVII. 1903.
2329. **Goppelsroeder, F.**, Über Kapillar- und Adsorptionsanalyse. Zeitschr. Chem. Ind. Kolloide V. 1909; VI. 1910.
2330. **Gorka, G.**, Az állatok psyshikai électéröl. (Über die Psyche der Tiere.) Allat. Közlem. I. 1902.
2331. ——, Az ehető csiga (Helix pomatia) nyálmirigyeinek élettani szerepe. — Über die physiologische Funktion der Speicheldrüsen von Helix pomatia L. Allatt. Közlem. Köt. III. 1904.
2332. **Gorup-Besanez, E. T.**, Lehrbuch der physiologischen Chemie. IV. Aufl. Braunschweig. 1878.
2333. **Graber, V.**, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag und Leipzig. 1884.
2334. **Griesebach, H.**, Beiträge zur Histologie des Blutes. Arch. mikr. Anat. XXXVII. 1891.
2335. **Grünbaum, S.**, Sur la cellule calcigère et ses corpuscules dans le foie d'Helix. C. R. Soc. Biol. Paris LXXV. 1913.
2336. **Gumbel, J. v.**, Über die Beschaffenheit der Molluskenschalen. Zeitschr. Deutsch. geol. Ges. XXXVI. 1884.
2337. **Gwatkin, H. M.**, Some Molluscan Radulae. Journ. Conch. London XIV. 1914.
*2338. **Häckel, W.**, Beiträge zur Anatomie der Gattung Chilina. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. (Fauna Chilensis IV.) 1911.
2339. **Haffner, K. v.**, Über den Darmkanal von Helix pomatia L. Zeitschr. wiss. Zool. CXXI. 1923.
2340. **Hammarsten, O.**, Über Mucin und mucinähnliche Substanzen. Arch. ges. Physiol. XXXVI. 1885.
2341. **Harless, E.**, Über das blaue Blut einiger wirbelloser Tiere und dessen Kupfergehalt. Arch. Anat. Physiol. 1847.

2342. Havet, J., Relations de la névroglie avec l'appareil vasculaire chez les Invertébrés. C. R. Acad. Sc. Paris CLXII. 1916.
2343. Heath, H., The anatomy of two Brazilian land shells Anostoma depressum and Tomigerus clausus. Proc. Acad. nat. Sc. Philad. LXV. 1914.
2344. Heckel, E., De l'action des sels de strychnine sur les mollusques gastéropodes. C. R. Acad. Sc. Paris LXXXVIII. 1879.
2345. Henschen, F., Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion. Anat. Hefte, Abt. I. XXVI. 1904.
2346. Herfs, A., Die Haut der Schnecken in ihrer Abhängigkeit von der Lebensweise. Naturwiss. Wochenschr. XX. 1921.
2347. ——, Über einige drüsig differenzierte Epithelien bei Schnecken. Zool. Jahrb. Abt. Anat. XLIII. 1922.
2348. ——, Studien an den Hautdrüsen der Land- und Süßwassergastropoden. Arch. mikr. Anat. XCVI. 1922.
2349. Herwerden, M. A. van, Oxydasen bei der Bildung von Schneckenbändern. Biol. Centralbl. XLIII. 1923.
2350. Hess, C., Gesichtssinn (Mollusken). Handbch. vergl. Physiol. (Winterstein) IV. Jena. 1913.
2351. Hesse, O., Zum Hungerstoffwechsel der Weinbergschnecke. Zeitschr. allg. Physiol. X. 1910.
*2352. Hesse, P., Anatomie von Hyalinia kobelti Lindholm. Abhdlg. Senckenb. Nat. forsch. Ges. XXXII. 1910.
2353. ——, Zur Kenntnis der Anatomie von Monilearia phalerata W. B. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIII. 1911.
2354. ——, Die Anatomie einiger Arten des Genus Hemicycla Swainson. Abhdlg. Senckenb. Nat. Ges. XXXI. 1912.
2355. ——, Die Anatomie der deutschen Ferussaciidae, mit Bemerkungen über die Systematik der Familie. Arch. Molluskenkd. LIV. 1922.
2356. ——, Die Anatomie einiger Orcula-Arten. Arch. Molluskenkd. LVI. 1924.
2357. Hirasaka, K., On the structure of the dorsal eyes of Onchidium with notes on their formation. Annat. Zool. Japon. X. 1922.
2358. Hirsch, G. Ch., Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. 2. Teil. Der Kalk, seine Ablagerungsstätten, seine Morphologie, Bildung und osmotische Lösung. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. XXXVI. 1917.
2358a. Hoffmann, H., Zur Anatomie und Systematik der Philomyciden. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. LX. 1924.
2359. ——, Die Vaginuliden. Ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. LXI. 1925.
2359a. Huguenin, G., Neurologische Untersuchungen. I. Über das Auge von Helix pomatia. Zeitschr. Wiss. Zool. XXII. 1872.
*2360. Ihering, H. v., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig. 1877.
2361. Imbert, F., Sur le méchanisme de la respiration du limaçon terrestre. Journ. Physiol. expér.-path. III. 1823.
2362. Jacobson, L. L., Über die Anwesenheit von Nieren in den Mollusken. Meckels Deutsch. Arch. f. Physiol. VI. 1820.
2363. Jakubski, A., Zur Kenntnis des Gliagewebes im Nervensystem der Mollusken. Verh. VIII. intern. Zool. Congr. Graz. 1912.
2364. ——, Studien über das Gliagewebe der Mollusken. I. Teil. Lamellibranchiata und Gastropoda. Zeitschr. wiss. Zool. CIV. 1913.
2365. Jenkins, O. P. und A. J. Carlson, The rate of nervous impulse in certain Molluscs. Amer. Journ. Physiol. VIII. 1903.

2366. **Joel, A.**, Über den Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch wechselwarmer Tiere. Zeitschr. physiol. Chemie CVII. 1919.

2367. **Jordan, H.**, Zum Vorkommen von Landschnecken. Biol. Centralbl. II. 1882.

2368. ——, Over de physiologische eigenschappen van het bloed van drie ongewervelde dieren: Astacus fluviatilis, Helix pomatia en Anodonta spec. Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. (2) D XIV. 1915.

2369. ——, Über Tiere mit inkonstanter alveolärer Gasspannung. Bijdr. tot Dierkd. XXII. 1922.

2370. **Jordan, H. J.** und **H. Begemann**, Über die Bedeutung des Darmes von Helix pomatia. (Ein Beitrag zur vergl. und allg. Physiol. der Resorption.) Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. XXXVIII. 1921.

2371. —— und **H. J. Lam**, Über die Darmdurchlässigkeit bei Astacus fluviatilis und Helix pomatia. Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. (2) XVI. 1918.

2372. **Julin, Ch.**, La castration parasitaire et ses conséquences biologiques chez les animaux et les végétaux. Rev. gén. Sc. 1894.

2373. **Kafka, G.**, Einführung in die Tierpsychologie. Bd. I. Leipzig. 1914.

2374. **Kanda, S.**, The Geotropism of Freshwater Snails. Biol. Bull. Woods Hole XXX. 1916.

*2375. **Keller, W.**, Die Anatomie von Vaginula gayi Fischer. Zool. Jahrb. Suppl. V. (Fauna Chilensis II.) 1902.

2376. **Kennard, A. S.** und **B. B. Woodward**, On the Occurrence in England of Helicella neglecta Drap. — With notes on the Anatomy by A. E. Boycott, and on the Radula by E. W. Bowell. Proc. malac. Soc. London XII. 1917.

2377. **Kimakowicz-Winnicki, M. v.**, Clausilium. Eine morphologisch-physiologische Studie. Zool. Jahrb. Abt. Syst. XXXVII. 1914.

2378. **Kisker, L. G.**, Über Anordnung und Bau der interstitiellen Bindesubstanzen von Helix pomatia L. Zeitschr. wiss. Zool. CXXI. 1923.

2379. **Kleiner, E.**, Untersuchungen am Genitalapparat von Helix nemoralis und hortensis und einer weiteren Reihe von Lang gezüchteter Bastarde der beiden Arten. Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich LVIII. 1913 und Zeitschr. indukt. Abst.-Vererbungslehre IX. 1913.

2380. **Knoll, P.**, Über die Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien III. Abt. CII. 1893.

2381. **König, J.** und **A. Bömer**, Die chemische Zusammensetzung der menschlichen Nahrungsmittel. IV. Aufl. Berlin. 1903.

2382. **Kolliner, M.**, Über den Golgischen Netzapparat bei einigen Wirbellosen. Arch. Zellforsch. XVI. 1922.

*2383. **Kollmann, M.**, Recherches sur les leucocytes et la tissue limphoïde d'Invertébrés. Ann. Sc. Nat. (Zool.) (9) VIII. 1908.

*2384. **Korschelt, E.**, Über Regenerationsversuche an Land- und Süßwasserschnecken. Sitz.-Ber. Ges. Förd. Nat. Marburg. 1907.

2385. ——, Zum Schalenersatz bei Landschnecken. Arch. Entw.-Mech. XXX. 1910.

*2386. **Kowalewski, A.**, Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl. IX. 1889.

*2387. **Krahelska, M.**, Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. XLVI. 1910.

2388. ——, Reduktionserscheinungen in der Eiweißdrüse der Schnecken. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1912; Cl. Sc. math. nat. B. 1912.

2389. ——, Drüsenstudien. Histologischer Bau der Schneckeneiweißdrüse und die in ihm durch Einfluß des Hungers, der funktionellen Erschöpfung und der Winterruhe hervorgerufenen Veränderungen. Arch. Zellforsch. IX. 1913.

2390. **Krukenberg, C. F. W.**, Vergleichend physiologische Studien. Heidelberg. 1880.

2391. **Krukenberg, C. F. W.,** Über Unterschiede der chemischen Bestandteile von Organen ähnlicher Funktion bei Vertretern verschiedener Tierklassen. Vergl. physiol. Studien. I. Reihe. Abt. 2. Heidelberg. 1881.

2392. ——, Die Verdauungsvorgänge bei einigen Cephalopoden und Pulmonaten. — Über die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchien. Untersuchungen a. d. Physiol. Inst. Heidelberg II. 1882.

2393. ——, Über die Hydrophilus-Lymphe und die Hämolymphe von Planorbis, Lymnaeus und Paludina. Verhdlg. Nat.-med. Verein Heidelberg. N. F. III. 1882.

2394. **Kunze, H.,** Das Auftreten kristallähnlicher Gebilde in den Nucleolen der Ganglienzellen des Nervensystems der Weinbergschnecke. Sitz.-Ber. Ges. Beförd. Nat. Marburg. 1915.

2395. ——, Über den Aufbau des Centralnervensystems von Helix pomatia L. und die Struktur seiner Elemente. Zool. Anz. XLVIII. 1917.

2396. ——, Über das ständige Auftreten bestimmter Zellelemente im Centralnervensystem von Helix pomatia L. Ein Beitrag zur Frage nach der Konstanz histologischer Elemente. Zool. Anz. XLIX. 1917.

2397. ——, Zur Topographie und Histologie des Centralnervensystems von Helix pomatia L. Zeitschr. wiss. Zool. CXVIII. 1921.

*2398. **Lacaze-Duthiers, H. de,** Sur les Ganglions, dits palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastéropodes. Arch. Zool. expér. (3) VI. 1898.

2399. **Lamberthengi, A.,** Contributo allo studio delle cellule renali dell' Helix pomatia L. e del Limax variegatus Drap. Atti. Soc. ital. Sc. nat. Mus. civ. Milano XLVII. 1908.

2400. ——, Contributo allo studio dell' Istologia dell' uretere nei Limax. Atti. Soc. ital. Sc. nat. civ. Milano XLVIII. 1910.

2401. **Landwehr, A. H.,** Über Mucin, Metalbumin und Paralbumin. Zeitschr. physiol. Chem. VIII. 1883.

2402. ——, Untersuchungen über das Mucin von Helix pomatia und ein neues Kohlehydrat (Achroglykogen) in der Weinbergschnecke. Zeitschr. physiol. Chem. VI. 1884.

2403. ——, Über die Bedeutung des tierischen Gummis. Arch. ges. Physiol. XXXIX. 1886.

2404. **Lang, A.,** Über den Herzschlag von Helix pomatia L. während des Winterschlafes. Festschr. Hertwig, Bd. III. 1910.

2405. **Lange, A.,** Über den Bau und Funktionen der Speicheldrüsen bei den Gastropoden. Anat. Hefte XIX. 1902.

2406. **Lapique, L.,** Sur la contractilité et excitabilité de diverses muscles. C. R. Acad. Paris CXL. 1908.

2407. —— und **H. Cardot,** Actions polaires antagonistes dans l'excitation électrique du coeur de l'Escargot. C. R. Soc. Biol. Paris LXVII. 1909.

*2408. **Lebert, H.,** Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gastropoden. Arch. Anat. et Physiol. XVIII.

2409. **Legendre, R.,** Sur la présence de neurofibrilles dans les cellules nerveuses d'Helix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris LXI. 1906.

2410. ——, Sur les modifications des cellules nerveuses d'Helix pomatia, pendant l'asphyxie par immersion. C. R. Soc. Biol. Paris LX. 1906.

2411. ——, Sur un nouveau détail de la structure des cellules nerveuses d'Helix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris LX. 1906.

2412. ——, Contribution à la connaissance de la Cellule nerveuse. — La Cellule nerveuse d'Helix pomatia. Arch. Anat. micr. X. 1909.

2413. ——, A propos du pigment des cellules nerveuses d'Helix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris LXXIV. 1913.

2414. **Leich, I.**, The function of Haemoglobin in invertebrates with special reference to Planorbis and Chironomus larvae. Journ. Physiol. London L. 1916.
2415. **Letellier, A.**, Étude de la fonction urinaire chez les mollusques acéphales. Arch. Zool. exp. (2) V. bis 1887.
2416. **Linden, M. v.**, Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Zeitschr. wiss. Zool. LXI. 1896.
*2417. **Loisel, G.**, Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. Anat. Phys. Paris XXIX. 1893.
2418. **Lubecki, M.**, La structure de l'ovispermiducte et de la glande albuminipare chez l'Helix pomatia. C. R. Soc. Phys. Nat. Genève XXVIII. 1912.
2419. **Lutz, H.**, Physiologische und morphologische Deutungen der im Protoplasma der Drüsenzellen außerhalb des Kernes vorkommenden Strukturen. Biol. Centralbl. XXXVII. 1917 und Arch. Zellforsch. XVI. 1921.
2420. **Mac Munn, C. A.**, Über Enterochlorophyll und andere Pigmente. — Observations on the colouring matters of the so called bill of invertebrates. Proc. R. Soc. London XXXV.
2421. **Marceau, F.**, Sur les fibres musculaires dites doublement striées obliquement. Bibliogr. anat. Nancy XVII. 1908.
2422. **Marchal, P.**, Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote, l'acide urique et la fonction rénale chez les invertébrés. Mém. Soc. Zool. France III 1889.
2423. **Matthes, W.**, Beiträge zur Anatomie von Helix pisana Müll. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. LIII. 1914.
2424. **Meck, C. F.**, The possible Connection between Spindle-Length and Cell-Volume. Proc. Zool. Soc. London. 1914.
2425. **Meckel, H.**, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müll. Arch. Anat. Physiol. 1846.
2426. **Merkel, E.**, Kristalle in Epithelzellkernen bei Xerophila ericetorum Müll. Zool. Anz. XLV. 1915.
2427. **Merker, E.**, Nervenkreuzungen als Folgen einer ehemaligen Chiastoneurie bei den pulmonaten Gastropoden und die zweifache Art ihrer Rückbildung. Zool. Anz. XLI. 1913.
*2428. **Merton, H.**, Quergestreifte Muskulatur und vesiculoses Gewebe bei Gastropoden. Zool. Anz. XXXVII. 1911.
2429. ——, Quer- und spiralgestreifte Muskelfasern bei Pulmonaten. Sitz.-Ber. Heidelbg. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. 1918. Abt. B. Nr. 2. 1918.
2430. ——, Studien über Flimmerbewegung. Arch. ges. Physiol. CXCVIII. 1923.
2431. **Meyer, J. A.**, Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Tiere. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F. XVI. 1914.
2432. **Mistretta, E.**, Gangli e nervi nell' "Helix aspersa". Bull. Inst. Zool. Palermo I. 1921.
2433. **Moglia, A. G.**, Sul significato funzionale del pigmento nei gangli nervosi dei Molluschi Gasteropodi. Arch. Zool. Napoli IV. 1910.
2434. **Monti, R.**, La variabilita della pressione osmotica nelle diverse specie animali. Atti. Soc. ital. Sc. nat. Mus. civ. Milano LIII. 1915.
2435. **Moss, W.**, The Genitalia and Radulae of the British Hyalinia. Genitalia I. Trans. Manchester. micr. Soc. 1898.
2436. —— und **A. E. Boycott**, Observations on the Radulae of Hyalinia draparnaldi, cellaria, alliaria and glabra. Journ. Conch. Manchester. Vol. XII. 1908.
2437. **Moynier de Villepoix**, Sur l'accroissement de la coquille chez Helix aspersa. C. R. Acad. Sc. Paris. 1891.
2438. **Müller, E.**, Ein Beitrag zur Frage der Celluloseverdauung im Darmkanal. Arch. ges. Physiol. LXXXIII. 1901.

2439. **Nagel, W. A.**, Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes augenloser Tiere. Biol. Centralbl. XIV. 1894.

2440. ——, Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Biblioth. Zool. VII. 1894.

2441. **Nathusius v. Königsborn, W.**, Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen. Berlin. 1877.

*2442. **Nobre, A.**, Observaçoes sobre o systema nervoso e afinidades zoologicas de alguns pulmonados terrestres. Ann. Sc. Nat. Porto. I. 1894.

2442a. **Nold, R.**, Die Histologie des Blutgefäßsystems und des Herzens von Helix pomatia. Zeitschr. Wiss. Zool. CXXIII. 1924.

2443. **Pagenstecher, H. A.**, Allgemeine Zoologie II. Berlin. 1880.

2444. **Parker, G. H.**, The Mechanism of Locomotion in Gastropods. Journ. Morphol. XXII. 1911.

2445. **Pelseneer, P.**, A propos de la formation et de la composition chimiques de la coquille des Mollusques. Ann. Soc. Zool. malacol. Belgique LI. 1921.

2446. **Perroncito, A.**, Contributo allo studio della biologia cellulare. Mitocondri, cromidii e apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Il fenomeno della Dittocinesi. Mem. Acc. Lincei. (5) VIII. 1910.

2447. **Pfeil, E.**, Die Statocyste von Helix pomatia L. Zeitschr. Wiss. Zool. CXIX. 1921.

2448. **Pictet, R.**, De l'emploi méthodique des basses températures en biologie. Arch. Sc. Phys. Nat. (3) XXX. 1893.

2449. **Piéron, H.**, La loi d'évanouissement des traces mnémoniques en fonction du temps chez la Limnée. C. R. Acad. Sc. Paris CXLIX. 1909.

2450. **Pilossian, W.**, Étude sur la structure de l'oeil chez les gastéropodes du genre Physa acuta Drap., Physa hypnorum Drap., Physa fontinalis Drap. Thèse CDXCII. Univ. Genève, Faculté des Sc. 8, 32 pp. 1 pl. 1912.

2451. **Pilsbry, H. A.**, On the soft Anatomy of Epiphragmophora (Micrarionta) Hutsoni. Nautilus XX. 1907.

2452. ——, Note on the Clausilium of a Chinese Species of Clausilia. Proc. malac. Soc. London VIII. 1908.

*2453. ——, Notes on the Anatomy and Classification of the Genera Omphalina and Mesomphix. Proc. Acad. Nat. Sc. Phil. LXIII. 1911.

2454. ——, Notes on the Anatomy of Oreohelix with a Catalogue of the Species. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LXVIII. 1917; LXIX. 1917.

2455. ——, The Reproductive Organs of Epiphragmophora callistoderma P. u. F. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LXIX. 1917.

2456. **Plate, L.**, Mittheilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. VI. Einige Bemerkungen über die Anatomie der Siphonaria concinna Sow. Sitz.-Ber. Preuß. Akad. Wiss. Berlin (X). 1894.

2457. **Plenk, H.**, Die Muskelfasern der Schnecken und das Problem der Schrägstreifung. Verhdlg. anat. Ges. XXXI. 1922.

2458. ——, Die Muskelfasern der Schnecken und die sogenannte doppelte Schrägstreifung. Verhdlg. Zool.-Bot. Ges. Wien LXXII. 1923.

2459. ——, Die Muskelfasern der Schnecken. Zugleich eine kritische Studie über die sogenannte Schrägstreifung. Zeitschr. wiss. Zool. CXXII. 1924.

2460. **Polinski, W.**, Recherches sur l'anatomie et la systématique des Xérophilines de la Pologne et de la Transylvanie. Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Nat. I. 1923.

2461. **Poynter, C. W. M.** und **A. Moritz**, The effects of ultra-violet light on pond snails (Limnaeus). Journ. exper. Zool. XXXVI. 1923.

*2462. **Prenant, A.**, Sur les fibres striées des Invertébrés. Bibliogr. anatomique IX. 1901.

2463. **Quagliariello, G.,** L'azote proteico e l'azote residuale nel sieno di sangue di vari animali. Rend. R. Acc. Lincei (5) XXIX. 1920.

2464. ——, Die Körpersäfte (Mollusken). In: Handbch. vergl. Physiol. (Winterstein) I, 1. Jena. 1922.

*2465. **Ramson, W. B.,** On the cardiac rhythm of Invertebrata. Journ. of Physiol. V. 1885.

2466. **Réaumur, E.,** De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatique. Hist. Acad. R. Sc. 1709. Mém.

2467. ——, Eclaircissement de quelques difficultés sur la formation et l'accroissement des coquilles. Hist. Acad. R. Sc. 1718. Mém.

2468. **Robson, G. C.,** On the Molluscan genus Cochlitoma and its Anatomy, with remarks upon the Variation of two closely-allied Forms. Proc. Zool. Soc. London. 1921.

2469. **Röchling, E.,** Der Kolumellarmuskel von Helix pom. und seine Beziehung zur Schale. Zeitschr. wiss. Zool. CXI. 1922.

*2470. **Rolle, G.,** Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. XLIII. 1907.

2471. **Rose,** Sur quelques tropismes. C. R. Acad. Sc. Paris CL. 1910.

2472. **Roszkowski, W.,** Note sur l'appareil génital de Limnaea auricularia L. et Limnaea ovata Drap. Zool. Anz. XLIV. 1914.

2473. **Rzymowska, T.,** Contribution à l'étude anatomique et histologique d'Helix barbara L. Rev. suisse Zool. XXII. 1914.

2474. **Sanchez, D.,** Nota sobre el diverticulo del conducto de la bolsa copulatriz ó vesicula seminal del Helix aspersa (Müll.). Bol. Soc. españ. Hist. Nat. I. 1901.

*2475. **Schaffer, J.,** Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. Zeitschr. wiss. Zool. XCVII. 1909; CX. 1913.

2476. **Schmalz, E.,** Zur Morphologie des Nervensystems von Helix pomatia L. Zeitschr. Wiss. Zool. CXI. 1914.

2477. **Schmidt, C.,** Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere. Braunschweig. 1845.

2478. **Schmidt, G.,** Blutgefäßsystem und Mantelhöhle der Weinbergschnecke (Helix pomatia). Zeitschr. wiss. Zool. CXV. 1916.

2479. **Schmidt, W.,** Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. XLVIII. 1912.

2480. **Schneider, R.,** Über siderophile Tierformen (mit Bemerkung von P. Schulze). Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde. Berlin. 1922.

2481. **Schöndorff, B.,** Der Glykogenstoffwechsel der Weinbergschnecke (Helix pomatia) im Winterschlaf und beim Auskriechen. Arch. ges. Physiol. CXLVI. 1912.

2482. **Schönlein, K.,** Über die Einwirkung der Wärme auf den Tonus der Muskeln von Schnecken und Holothurien. Zeitschr. Biol. XXXVI. 1898.

2483. **Schoppe, Ph.,** Die Harnkügelchen bei Wirbellosen und Wirbeltieren. Anat. Hefte. Abt. 1. VII. 1897.

2484. **Schulz, F. N.,** Über das Vorkommen von Gallenfarbstoffen im Gehäuse von Mollusken. Zeitschr. allg. Physiol. III. 1903.

*2485. **Schumann, W.,** Über die Anatomie und die systematische Stellung von Gadinia peruviana Sow. und Gadinia Garnoti Payraudeau. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. (Fauna Chilensis IV.) 1911.

2486. **Schuurmans Steckhoven jr., J. H.,** Über die Atmung der Schnecken Limax agrestis L. und Helix pomatia L. Tijd. Nederl. Dierk. Vereen. (2) XVIII. 1922.

2487. **Schwartz, A.,** Versuche über die Veränderung der Reflexerregbarkeit Wirbelloser bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluß. Arch. ges. Physiol. CXXI. 1908.

2488. Seillière, G., Sur un cas d'hydrolyse diastasique de la cellulose du coton, après dissolution dans la liqueur de Schweitzer. C. R. Soc. Biol. Paris LXI. 1906.

2489. ——, Remarques sur l'hydrolyse diastasique de la cellulose du coton et de quelques autres polysaccharides. Ibid. LXIII. 1907.

2490. ——, Sur l'absorption et la présence dans le sang, chez l'escargot, des produits de l'hydrolyse digestive de la xylane. C. R. Soc. Biol. Paris LXIII. 1907.

2491. ——, Sur le sucre du sang de l'escargot etc. (u. ähnliches). C. R. Soc. Biol. Paris LXIV. 1908.

2492. Sellier, J., La lipase chez quelques groupes d'animaux inférieurs. Trav. Labor. Arcachon 1900/01.

2493. Semichon, L., Sur la distinction de différentes sortes de nucléoles dans l'œuf ovarien. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 1921.

*2494. Simroth, H., Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. Wiss. Zool. XXVI. 1876.

*2495. ——, Nervensystem und Bewegung der deutschen Binnenschnecken. Progr. Nr. 503. Realschule II. Ordn. Leipzig 1882.

*2496. ——, Über den Darm der Pulmonaten. Sitz. Ber. Nat. Ges. Leipzig 1910.

2497. ——, Über den Enddarm der Limaciden. Sitz. Ber. Nat. Ges. Leipzig XXXVII. 1911.

2498. Slugocka, M., Recherches sur l'appareil génital des Gastéropodes pulmonés du genre Physa. Rev. Suisse Zool. XXI. 1913.

2499. Smallwood, W. M. und Ch. G. Rogers, Studies on Nerve Cells. I. The Molluscan Nerve Cell etc. Journ. comp. Neurol. and Psychol. XVIII. 1908.

*2500. Smith, G., The eyes of certain pulmonate Gasteropods; with special reference to the neurofibrillae of Limax maximus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward Coll. XLVIII. 1906.

2501. Sóos, L., Anatomy and Systematic Position of Campylaea coerulans. Ann. hist. Nat. Mus. Nation. Hungar. VII. 1908.

2502. ——, Vizsálatok a magyarországi Pulmonáták rendszertani anatomiája köréből. — Zur systematischen Anatomie der ungarischen Pulmonaten. Ann. Mus. Nation. Hungar XV. 1917.

2503. ——, Zur Kenntnis des Genitalapparates von Orcula. Arch. Molluskenkd. LVI. 1924.

2504. Sosnowski, J., Obserwacye graficzne nad mieśniami niektórych bezkręgowców. (Graphische Untersuchungen über die Muskeln wirbelloser Tiere.) Kosmos Lwóro Rocznik. XXXVIII. 1913.

2505. Spallanzani, R., Mémoires sur la respiration. Trad. en franç. par J. Senebier d'aprés son manuscrit inédit. Genève. 1803.

2506. Spek, J., Beitrag zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung und Entwicklung der Radula der Gastropoden. Zeitschr. wiss. Zool. CXVIII. 1921.

2507. Spence, C. G., On the Dart of Helix undata, Lowe. Journ. Conch. London XIII. 1911.

2508. Spillmann, L. und L. Bruntz, Sur le rôle éliminateur des leucocytes. C. R. Acad. Paris CLII. 1911.

2509. Spiro, J., Recherches sur la structure histologique du tube digestif de l'Helix pomatia L. Rev. suisse Zool. XIX. 1911.

*2510. Stantschinsky, W., Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien. Zeitschr. Wiss. Zool. XC. 1908.

2511. Steenberg, C. M., Anatomie des Clausilies danoises. Les organes génitaux. Mindeskrift Japetus Steenstrup. 2. Halvbd. No. XXIX. 1914.

2512. Steinmann, G., Über Schalen- und Kalksteinbildung. Ber. Nat.-Forsch. Ges. Freiburg IV. 1889.

2513. **Steinmann, G.**, Über die Bildungsweise des dunklen Pigmentes bei den Mollusken. Ber. Nat.-Forsch. Ges. Freiburg XI. 1899.

2514. **Sterki, V.**, Some Notes on the Locomotive Disk of Stylommatophora. Nautilus. XXII. 1908.

2515. ——, Additional notes on the Locomotive Disk of Stylommatophora. Nautilus. XXV. 1911.

2516. **Strohl, J.**, Die Exkretion bei den Mollusken. Handbch. vergl. Physiol. (Winterstein) II., 2. Jena. 1914.

2517. **Stübel, Hans**, Zur Frage der Eiweißverdauung der Landpulmonaten. Zentralbl. Physiol. XXII. 1908.

2518. **Szymansky, J. S.**, Ein Versuch, die für das Liebesspiel charakteristischen Körperstellungen und Bewegungen bei der Weinbergschnecke künstlich hervorzurufen. Arch. ges. Physiol. CXXXVIII. 1911; und CXLIX. 1913.

*2519. **Täuber, H.**, Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren. Ann. Mus. Zool. Acad. Petersbg. V. 1900.

2520. **Techow, G.**, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei den Gastropoden. Arch. Entw.-Mech. XXXI. 1910.

2520a. ——, Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden. Arch. Entw.-Mech. XXXI. 1910.

2521. **Thompson, E.**, The Mouth Reflex of Physa: May it be Substituted for the Salivary Reflex of Pawlow in Studies of the Nervous System of Snails. 14th Rep. Michigan. Acad. Sc. 1912.

2522. **Thompson, E. L.**, An Analysis of the Learning Process in the Snail, Physa gyrina Say. Behav. Monogr. Vol. III. No. 14. 1917.

2523. **Thiele, J.**, Über die Radula und systematische Stellung von Nautilinus clymene (Shuttl). Arch. Molluskenkd. LIII. 1921.

2524. **Thunberg, T.**, Der Gasaustausch einiger niederer Tiere in seiner Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck. Skand. Arch. Phys. XVII. 1905.

2525. **Trappmann, W.**, Die Muskulatur von Helix pomatia L. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Lokomotion unserer einheimischen Pulmonaten. Zeitschr. Wiss. Zool. CXV. 1916.

2526. **Valentin, G.**, Zur Kenntnis der tierischen Wärme. Rep. Anat. u. Physiol. IV. 1839.

2527. **Velichi, J. A.**, Quantitative Spektralanalyse des roten Blutfarbstoffes bei wirbellosen Tieren. Diss. Berlin. 1900.

*2528. **Veratti, E.**, Ricerche sul sistema nervoso dei Limax. Mem. R. Ist. Lomb. Sc. XVIII. 1900.

2529. **Vernon, H. M.**, The relation of the respiratory exchange of coldblooded animals to temperature. Journ. of Physiol. XVII. 1895; XXI. 1897.

2530. ——, Heat rigor in cold-blooded animals. Journ. of Physiol. XXIV. 1899.

2531. **Vulpian, A.**, Leçon sur la physiologie générale et comparée du système nerveux. Paris. 1866.

2532. **Wagner, A. J.**, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Stylommatophoren aus dem Gebiete der Monarchie und der angrenzenden Balkanländer. Anz. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. LI. 1914 und Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. XCI. 1915.

2533. **Wagner, A.**, Zur Anatomie und Systematik der Clausiliiden. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. LI. 1919; Arch. Molluskenkd. (Nachrichtsbl.) LII. 1920.

*2534. **Walter, G.**, Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Tiere. Bonn. 1863.

2535. **Watson, H.**, Studies on the Carnivorous Slugs of South Africa, including a Monograph on the Genus Apera, and a discussion on the Phylogeny of the

Aperidae, Testacellidae and other Agnathous Pulmonata. Ann. Natal. Govt. Mus. III. (1915) 1919.

2536. **Weber, R.**, Die Chromatophoren von Limax agrestis L. Eine morphologisch-physiologische Untersuchung. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. XL. 1923.

*2537. **Wedl, C.**, Über Capillargefäße von Gastropoden. Sitz. Ber. Akad. Wiss. LVIII. 1868.

2538. **Wester, D. H.**, Über die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreich. Zool. Jahrb. Abt. Syst. XXVIII. 1910.

2539. **Whatmore, Ch. A.**, Respiration of Ancylus fluviatilis. Journ. Conch. London VI. 1889.

2540. **Wille, J.**, Untersuchungen über den anatomischen Bau der Lungenschnecke Stenogyra decollata L. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. LIII. 1915.

2541. **Willem, V.**, Sur les perceptions dermato-optiques. Bull. scient. France et Belg. XXIII. 1891.

2542. **Williams, T.**, On the mechanism of aquatic respiration and structure of organs of breathing in invertebrate animals. Ann. Mag. Nat. Hist. (2) XIV. 1854; XVI. 1856; XVII. 1857; XIX. 1859.

2543. **Winterstein, H.**, Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung (Mollusken). Handbch. vergl. Physiol. (Winterstein) I, 2. Jena. 1921.

2544. **Yung, E.**, Les centres moteurs des tentacules des Gastéropodes pulmonés. C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. XXXVI. pt. 1. 1908.

2545. ——, Sur la structure de l'ovispermiducte et de la glande albuminipare chez l'Helix pomatia. Arch. Sc. phys. nat. Genève (4) XXXII. 1911.

2546. ——, Anatomie et malformations du grand tentacules de l'escargot (Helix pomatia L.). Revue suisse. Zool. XIX. 1911.

2547. ——, Sur la structure intime des tentacules oculaires chez Helix pomatia. Proc. 7th Intern. Zool. Congr. 1912.

2548. ——, La cécité des Gastéropodes pulmonés. Arch. Sc. phys. nat. Genève CXVIII. 1913.

2549. **Zaunick, R.**, Zum Herzschlag der Helix pomatia L. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVIII. 1916.

2550. **Zill, R.**, Die subepithelialen Hautdrüsen von Helix pomatia und einigen anderen Landgehäuseschnecken. Zeitschr. Anat. Entw.-Gesch. LXXI. 1924.

F. Ontogenie.

2551. **Baltzer, F.**, Über die Chromosomen der Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca und der sog. einseitigen Bastarde T. hortensis, T. austriaca. Arch. Zellforsch. XI. 1913.

2552. **Conklin, E. G.**, The effects of centrifugal force upon the organization and development of the eggs of fresh water Pulmonates. Journ. exper. Zool. IX. 1910.

2553. ——, Developmental Changes in Egg Substances. Science N. S. XXXI. 1910.

2554. **Demoll, R.**, Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Oogenese von Helix pomatia. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. XXXIII. 1912.

2555. ——, Die Spermatogenese von Helix pomatia L. Ein Beitrag zur Kenntnis der Heterochromosomen. Zool. Jahrb. Suppl. 1. XV. Bd. 2. 1912.

2556. **Dumortier, B. C.**, Mémoire sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. Ann. Sc. Nat. (2) Zool. VIII. 1837.

*2557. **Heyder, P.**, Die Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion. Zeitschr. Wiss. Zool. XCIII. 1909.

2558. **Hoffmann, H.**, Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Limax maximus L. Zool. Anz. LIII. 1921 und Zeitschr. Wiss. Zool. CXIX. 1922.

2559. **Kleinert, M.**, Die Spermatogenese von Helix (Tachea) nemoralis und hortensis. Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. XLV. 1909.

2560. **Lams, H.**, La structure de l'ovocyte d' «Arion empiricorum» pendant sa période d'accroissement. C. R. Ass. Anat. IX. 1907.

2561. **Lee, A. B.**, Le réduction numérique et la conjugaison des chromosomes chez l'Escargot. Cellule XXVII. 1911.

2562. ——, L'étappe strepsinématique des auxocytes mâles de l'Escargot. Cellule XXVII. 1912.

2563. **Ludford, R. J.**, The Morphology and Physiology of the Nucleolus. I. The Nucleolus in the Germ-Cell Cycle of the Mollusc Limnaea stagnalis. Journ. R. micr. Soc. London 1922.

2564. **Meck, C. F. U.**, The Ratio between Spindle Lengths in Spermatocyte Metaphases of Helix pomatia. Proc. R. Soc. London LXXXVII. 1913.

2565. **Pabst, H.**, Entwicklung des Genitalapparates von Arion empiricorum Fér. Zool. Jahrb. Abt. Anat. XXXVIII. 1914.

2566. **Reinhardt, O.**, Über Jugendzustände einiger Pupa-Arten. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVI. 1914.

2567. **Soós, L.**, A Planorbis corneus hím csirasejtjének szerkezetéröl. (On the Structure of the Spermatozoa of Planorbis corneus.) Állatt. Közlem. Köt. IX. 1910.

2568. ——, A csiga-peték elsatnyulása. (On the degeneration of the egg cells of the Gastropods.) Állat. Közlem. Köt. X. 1911.

G. Faunen.

2569. **d'Ailly, A.**, Molluska. Wiss. Ergeb. schwed. zool. Exped. Kilimandjaro. Bd. I. Abt. 6. 1910.

2570. **Annandale, N. P. B.** und **Amin-ud-Din**, The aquatic and amphibious Mollusks of Manipur. Rec. Ind. Mus. XXII. 1921.

2571. **Babor, I. F.** und **Zd. Frankenberger**, Zur Kenntnis der karpathischen Weichtiere. Verhdlg. zool. bot. Ges. Wien LXIV. 1914.

2572. **Baker, F. C.**, A Catalogue of the Mollusca of Illinois. Bull. Illinois Lab. Nat. Hist. VII. 1906.

2573. **Bavay, A.**, Mollusques terrestres et fluviatiles. Nova Guinea Rés. Expéd. Scient. néerl. N. Guin. Vol. V. Zool. 1908.

2574. —— und **Ph. Dautzenberg**, Description de coquilles nouvelles de l'Indo-Chine. Journ. Conch. Paris LVII. 1909; LX. 1912.

2575. **Boettger, C. R.**, Zur Fauna von Amboina (Molukken). Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XL. 1908.

2576. —— , Ein systematisches Verzeichnis der beschalten Landschnecken Deutschlands, Österreich-Ungarns und der Schweiz. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIII. 1911.

2577. —— , Die Landschneckenfauna der Aru- und der Kei-Inseln. Abhdlg. Senckenb. Nat. Ges. XXXV. 1923.

2578. **Boettger, O.**, Die Binnenkonchylien von Deutsch-Südwestafrika und ihre Beziehungen zur Molluskenfauna des Kaplandes. Abhdlg. Senckenb. Nat.-Forsch. Ges. XXXII. 1910.

2579. ——, Nachtrag zur Liste der Binnenmollusken von Kamerun. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLII. 1910.

2580. **Bollinger, G.**, Verzeichnis der Gehäuseschnecken von Basels Umgebung. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIV. 1912.

2581. **Bollinger, G.**, Süßwasser-Mollusken von Celebes. Ausbeute der zweiten Celebes-Reise der Herren Dr. P. und Dr. F. Sarasin. Rev. Suisse Zool. XXII. 1914.

2582. **Connolly, M.**, A Survey of the South-African Stenogyrinae, with Descriptions of several new Species. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) VI. 1910.

2583. **Dall, W. H.**, New Landshells from the Smithsonian African Expedition. Smithson. misc. Coll. LVI. No. X. 1910.

2584. ——, Mollusk Fauna of Northwest Amerika. Journ. Acad. Sc. Phil. (2) XV. 1912.

2585. **Dautzenberg, Ph.**, Liste des coquilles recueillies par le R. P. Aubin dans l'île de Rua-Sura (Archipel Salomon) en 1909. Journ. Conch. Paris LVIII. 1910.

2586. —— und **H. Fischer**, Contribution à la faune malacologique de l'Indo-Chine. Journ. Conch. Paris LVI. 1908.

2587. **Degner, E.**, Mollusca in: Michaelsen, Beitr. Land u. Süßw. D.-Südwestafr. II, 1. 1922.

2588. **Diaz de Leon, J.** und **M. M. Villada**, Mollusca. Catalogus Molluscarum Mexicanae Reipublicae hucusque descripta. La Naturaleza (3) I. 1912.

2589. **Ehrmann, P.**, Die Landmolluskenfauna der Tenimber-Inseln. Sitz. Ber. nat. Ges. Leipzig XXXVIII. 1912.

2590. **Forel, F. A.**, Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman. Bull. Soc. Vaudoise. Sc. Nat. XIII. 1874.

2591. **Fulton, H. C.**. List with Notes on some Land Shells from the Island of Muswar. Dutsch-New-Guinea etc. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) V. 1910.

2592. **Germain, L.**, Contributions à la faune malacologique de l'Afrique équatoriale. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 1908 u. folgd.

2593. ——, Recherches sur la faune malacologique de l'Afrique équatoriale. Arch. Zool. expér. (5) I. 1909.

2594. ——, Mission en Mauritanie occidentale. III. Partie zoologique. Mollusques terrestres et fluviatiles. Act. Soc. Linn. LXIV. 1910.

2595. ——, Mollusques terrestres et fluviatiles de l'Asie Antérieure. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 1911. 1912. 1913.

2596. **Geyer, D.**, Beiträge zur Molluskenfauna Schwabens. II. Vallonien. Jahresh. Ver. vaterl. Naturkd. Württembg. LXIV. 1908.

2597. ——, Die Weichtiere Deutschlands. Nat. Wiss. Wegweiser., Sammlg. gemeinverst. Darstellg. VI. Stuttgart. 1910.

2598. ——, Die Molluskenfauna der Schwäbischen Alb. Eine zoologische Skizze. Abhdlg. Senckenbg. Nat. Ges. XXXII. 1910.

2599. ——, Über die Molluskenfauna des Salzkammergutes. Verhdlg. Zool.-Bot. Ges. Wien LXIV. 1914.

2599a. **Grimpe, G.** und **H. Hoffmann**, Die Nacktschnecken von Neu-Caledonien, den Loyalty-Inseln und Neuen Hebriden. Nova Caledonia. Vol. III. 1924.

2599b. —— ——, Versuch einer Revision der indischen, indo- und polynesischen Vaginuliden. Zeitschr. Wiss. Zool. CXXV. 1925.

2600. **Haas, F.**, New Land and Freshwater Shells coll. by Dr. J. Elbert in the Malay Archipelago. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) X. 1912.

2601. **Hannibal, H.**, A Synopsis of the Recent and Tertiary Freshwater Mollusca of the Californian Province, based upon an ontogenetic Classification. Proc. malac. Soc. London X. 1912.

2602. ——, A Synopsis of the Recent and Tertiary Freshwater Mollusca of the Californian Province, based upon an phylogenetic Classification. Ibid. X. 1912.

2603. **Hesse, P.**, Zur Kenntnis der Molluskenfauna von Ostrumelien. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIII. 1911; XLV. 1913; XLVI. 1914; XLVIII. 1916.

2604. **Honigmann, H.**, Beiträge zur Molluskenfauna von Magdeburg. Nebst variationsstatistischen Untersuchungen über einige Arten. Abhdlg. Ber. Mus. Nat. Heimatk. nat. Ver. Magdeburg II. 1911.
2605. **Ihering, H. v.**, Analyse der Süd-Amerikanischen Heliceen. Journ. Acad. Nat. Sc. Phil. (2) XV. 1912.
2606. **Kampmann, A.**, Catalogue des Mollusques du Canton de Genève et des régions voisines. Bull. Soc. Zool. Genève I. 1909
2607. **Kobelt, W.**, Landschnecken aus Deutsch-Ostafrika und Uganda. Rev. suisse Zool. XXI. 1913.
2608. —— und **G. Winter**, Landmollusken. Ergänzungen und Berichtigungen zum 3. Bande: Die Landmollusken, von O. F. von Möllendorff. Sempers Reisen i. Archip. Philippinen X. 1906/11.
2609. **Leschke, M.**, Mollusken der Hamburger Südsee-Expedition 1908/09. Mitt. Nat. Mus. Hamburg XXIX. Beih. 2. 1912.
2610. ——, Zur Molluskenfauna von Java und Celebes. Mitt. Nat. Mus. Hamburg XXXI. Beih. 2. 1914.
2611. **Lindholm, W. A.**, Zur Molluskenfauna des mittleren Wolga-Gebietes. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIII. 1911.
2612. **Nobre, A.**, Molluscos terrestres e fluviaes da exploração de Francisco Newton em Angola. Ann. Sc. nat. Porto IX. 1905.
2613. ——, Mollusques terrestres du Portugal. Ann. Sc. Acad. Polyt. Porto III. 1908.
2614. **Odhner, N. H.**, Results of Dr. E. Mjöbergs Swedish Scientific Expeditions to Australia 1910—13. XVII. Mollusca. Svensk. Vet. Akad. Handl. LII. No. XVI. 1917.
2615. **Pfeffer, J.**, Beiträge zur Molluskenfauna Deutschlands. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIII. 1911.
2616. **Piaget, J.**, Nouveaux dragages malacologiques de M. le Prof. Yung dans la faune profonde du Léman. Zool. Anz. XLII. 1913.
2617. ——, Les mollusques sublittoraux du Léman. Ibid. XLII. 1913.
2618. ——, Les récents dragages malacologiques de M. le Prof. E. Yung dans le Lac Léman. Journ. Conch. Paris LX. 1913.
2619. **Pilsbry, H. A.**, A Comparison of the Land-Snail Fauna of Korea with the Faunas of Japan and China. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LX. 1908.
2620. ——, Land Shells of the Oki Islands, Japan. Nautilus XXII. 1908.
2621. ——, Land Molluska of the Panama Canal Zone. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LXII. 1910.
2622. ——, Mid-Pacific Land Snails Faunas. Proc. nation. Acad. Sc. Washington II. 1916.
2623. —— und **A. P. Brown**, List of land and fresh-water mollusks of Antigua. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LXVI. 1914.
2624. —— und **J. H. Ferriss**, Mollusca of the Southwestern States. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LXI u. ff. 1909.
2625. —— und **Y. Hirase**, New Land Mollusca of the Japanese Empire. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LX. 1908.
2626. **Preston, H. B.**, Additions to the Land-Molluscan Fauna of Rhodesia. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) IX. 1912.
2627. ——, Charakters of new Genera and Species of Terrestrial Mollusca from Norfolk Island. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) XII. 1913.
2628. **Roebuck, W. D.**, Census of the distribution of british land and fresh-water mollusca. Journ. Conch. London XVI. 1921.
2629. **Rolle, H.**, Zur Fauna von West-Sumatra. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XL. 1908.

2630. Rosen, O., Die Mollusken Ciskaukasiens und speziell des Kuban-Gebietes. Ann. Mus. Zool. Acad. St. Pétersbg. XVI. 1911.
2631. Schermer, E., Zur Molluskenfauna Schleswig-Holsteins. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIII. 1911.
2632. Schlesch, H., Liste isländischer Land- und Süßwassermollusken. Arch. Molluskenkd. LV. 1923.
*2633. Simroth, H., Nacktschneckenstudien in den Südalpen. Abhdlg. Senckenb. Nat. Ges. XXXII. 1910.
*2634. — —, Die Landnacktschnecken der deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. Deutsch. Südpol. Exped. XII.; Zool. IV. 1910.
*2635. ——, Lissopode Nacktschnecken von Madagaskar, den Comoren und Mauritius. Unter Berücksichtigung verwandter Arten. Voeltzkow, Reise in Ostafrika. Wiss. Ergebn. II. 1910.
2636. ——, Über einige von Herrn Prof. W. May auf der Kanaren-Insel Gomera gesammelte Nacktschnecken, ein Beitrag zur Geschichte der Kanaren. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLIV. 1912.
2637. ——, Über die Beziehungen der kaukasisch-asiatischen Nacktschneckenfauna. Verhdlg. VIII. intern. Zool. Congr. Graz 1912.
2638. ——, Ostafrikanische Nacktschnecken. Rev. Suisse Zool. XX. 1912.
*2639. ——, Über die von Voeltzkow auf Madagaskar und in Ostafrika erbeuteten Vaginuliden, nebst verwandtem Material von ganz Afrika. In: Voeltzkow, Reise in Ostafrika. 1903/1905. Vol. III. 1913.
*2640. ——, Voyage d'exploration scientifique en Colombie. Beitrag zur Kenntnis der Nacktschnecken-Fauna Columbiens. Mém. Soc. neuchâteloise Sc. Nat. V. 1914.
2641. ——, Fauna Faeröensis. Ergeb. einer Reise nach den Faeröer. I. Über die Nacktschnecken der Faeröer. Zool. Jahrb. Abt. Syst. XXXIX. 1915.
2642. ——, Über einige von Herrn Dr. Absolon in der Herzegowina erbeutete höhlenbewohnende Nacktschnecken. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVIII. 1916.
2643. Smith, M., The Land Mollusca of Aldabra. Nautilus. XXIII. 1909.
2644. Sóos, L., On a Collection of Land Shells from New Guinea and adjacent Islands. Ann. Mus. nation. Hungar. IX. 1911.
*2645. Steenberg, C. M., Danmarks Fauna. Landsnegle. Kopenhagen. 1911.
2646. — , Verzeichnis der Landschnecken Dänemarks. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLV. 1913.
2647. Strebel, H., Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Maghelhaen-Provinz. Zool. Jahrb. Abt. Syst. XXV. 1907.
2648. ——, Conchologische Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg. Abhdlg. nat. Ver. Hamburg. XIX. 1910.
2649. Strecker, J., The Mollusca of Mc Lennan County Texas. Nautilus XXII. 1908.
2650. Sturany, R., Liste der von Prof. Dr. Franz Werner im Sommer 1904 in Ägypten und im Jahre 1905 im ägyptischen Sudan und bei Gondokoro gesammelten Mollusken. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien CXXII. Abt. 1. 1913.
2651. Sturany, P. und A. J. Wagner, Über schalentragende Mollusken aus Albanien und Nachbargebieten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Cl. XCI. 1915.
2652. Suter, H., Further Contributions to the Geographical Distribution of the New-Zealand Non-marine mollusca. Trans. Proc. New-Zealand Inst. XXXIII. 1901.
2653. Sykes, E. R., The Land and Freshwater Mollusca of the Seychelles Archipelago. Trans. Linn. Soc. London. Zool. XIII. 1909.
*2654. Thiele, J., Mollusken der deutschen Zentralafrika-Expedition in: Wiss. Ergeb. Deutsch. Zentral-Afrika Exped. 1907/1908. Bd. III. Zool.
2655. ——, Molluskenfauna Westindiens. Zool. Jahrb. Suppl. XI. 1910.

2656. **Vanatta, E. G.,** Bermuda shells. Proc. Acad. Nat. Sc. Phil. LXII. 1911.
2657. ——, Land Shells of Southern Florida. Nautilus XXVI. 1912.
2658. **Wagner, A.,** Höhlenschnecken aus Süddalmatien und der Herzegowina. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien CXXIII. Abt. 1. 1914.
2659. ——, Zoogeographische Übersicht Zentraleuropas. Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges. XLVII. 1915.
2660. **Walker, B.,** The Origin and Distribution of the Land and Fresh-Water Mollusca of North-America. 1st Rep. Michigan Acad. Sc. 1900.
2661. ——, An Illustrated Catalogue of the Mollusca of Michigan. Pt. I. Terrestrial Pulmonata. Ann. Rep. Geol. Surv. Michigan 1905 (1906).
2662. **Wohlberedt, O.,** Zur Molluskenfauna von Bulgarien. Abhdlg. Nat. Ges. Görlitz XXVII. 1911.

H. Sammelwerke und Zeitschriften.

2663. **Rossmässler, E. A.,** Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken; fortges. durch W. Kobelt †. (Kreidel) Springer, (Wiesbaden) Berlin. [Erscheint lieferungsweise weiter.]
2664. **Pilsbry** (Tryon), Manual of Conchology. II. Pulmonata. Philadelphia. [Erscheint weiter.]
2665. **Nachrichtsblatt** der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. (1919 Erscheinen eingestellt.)
2666. **Archiv** für Molluskenkunde (Forts. d. vorigen), Neuausgabe: Haas und Wenz, Frankfurt/Main (seit 1920).
2667. **Annales** de la Société malacologique de Belgique.
2668. **Journal** de Conchyliologie. Paris.
2669. **Journal** of Conchology. London.
2670. **Nautilus.** Philadelphia.
2671. **Proceedings** of the Malacological Society. London.

Um das Auffinden der entsprechenden Abschnitte im Simrothschen Teil zu erleichtern, habe ich jeweils die gleiche Numerierung und Überschrift gewählt; die dieser folgende Seitenzahl verweist auf Simroths zusammenhängende Darstellung.

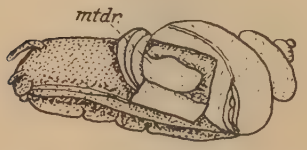
A. Morphologie.

I. Die äußere Körperform.

b3) Der Mantel. — Manteldrüse (S. 97).

Neuerdings wird von Matthes (2423) bei *Helix lactea* eine Manteldrüse beschrieben, die zwischen Boden und Dach der Lungenhöhle auf der linken Seite unter und hinter dem Mantelrand liegt (Fig. 244). Sie stellt eine sackartige Einstülpung des Mantelrandes dar, die von einem breiten, schlitzförmigen, von kubischem Epithel ausgekleideten Gang in ihrer ganzen Länge durchzogen wird. Nach der Lungenhöhle zu wird die Drüse von einem Plattenepithel begrenzt, an das sich Längs- und Quermuskeln anschließen, die die Drüse hutförmig umgeben. Auch zwischen den einzelnen Drüsenzellen finden sich Muskelfasern. Über die beiden Drüsenzellarten vgl. unten (S. 804).

Fig. 244.



Helix lactea. Lungenhöhle geöffnet. *mtdr* Manteldrüse. Nat. Gr. Nach Matthes.

Als Manteldrüse beschreibt auch Wille (2540) einen Drüsenkomplex im Bereiche des Mantelrandes bei *Stenogyra decollata.* Da weder ein Ausführgang vorhanden ist, noch die Drüse an der Innenseite des Mantelrandes liegt, da sie außerdem, am Atemloch beginnend, sich nach links hin erstreckt und bis in die Mantellappen reicht, handelt es sich um ein besonderes Drüsenpolster, das aber nicht mit der Manteldrüse, wie sie *Auricula, Helix lactea* oder die Helicidengruppe *Iberus* zeigt, gleichgesetzt werden kann. Vielmehr möchte ich sie mit der Spiraculumdrüse der Vitrinen nach Eckardts Untersuchung (2288) vergleichen (S. 804).

b4) Die Schale (S. 101).

a) Die normale Schale.

Zu welch falschen Schlüssen in der Systematik die alleinige Berücksichtigung der Schale führen kann, hat eine Arbeit C. Boettgers (1919) gezeigt. Die beiden spanischen Heliciden, die rundliche, kiellose *Helix*

alonensis Fér. und die abgeplattete, scharf gekielte *Helix gualteriana* L. wurden trotz anatomischer Ähnlichkeit zwei relativ weit voneinander getrennten Gruppen zugeordnet, erstere der Gattung *Otala*, letztere der Gattung *Iberus*. An großem Material konnte Boettger zeigen, daß beide durch zahlreiche Übergänge in der Schalenform miteinander in Zusammenhang stehen und mit anderen als besondere „Arten" angeführten Stücken (z. B. *Helix loxana*, *carthaginiensis*, *laurentii* u. a.) der einzigen Spezies *Iberus gualteriana* angehören.

Dekollation (S. 109).

Über den Vorgang der Dekollation bei *Stenogyra decollata* gibt die Arbeit von Wille (2540) genaueren Aufschluß. Im Frühjahr setzt das Tier ein ziemlich beträchtliches Stück neuer Schale an, das etwa 1 bis $1^1/_2$ Umgänge ausmacht. Das diesem Zuwachs nicht gleichkommende Körperwachstum veranlaßt das Tier, aus seinen obersten Windungen mit seinem Weichkörper in die unteren hinabzurutschen. Die nunmehr leerstehenden Umgänge, die durch ihre weißliche Farbe auffallen (Fig. 245a), werden durch eine konkave Scheidewand vom übrigen Raum abgegrenzt. Es wird ein neuer Apex gebildet, der einen genauen Abguß der oberen Leberwindung darstellt und sich vom ursprünglichen Apex in der Form wesentlich unterscheidet (Fig. 245b, 246). Die Bildung dieser neuen

Fig. 245.

a b

Stenogyra decollata. Schale a) eines jungen nicht dekollierten, b) eines älteren dekollierten Tieres. — Nat Gr. Nach Wille.

Fig. 246.

Stenogyra decollata. Schliff parallel der Columella durch ein Gehäuse. Schematisch. — Nat. Gr. Nach Wille.

Fig. 247.

Stenogyra decollata. Schalen älterer dekollierter Tiere mit beginnender Bildung des Spaltes. — Nat. Gr. Nach Wille.

Schalenspitze ist einer Regeneration eines herausgebrochenen Schalenstückes völlig gleichzusetzen. Nachdem der neue Apex gebildet ist, wird die alte Spitze bald abgeworfen. Es entsteht in der Windung, die direkt über der Scheidewand liegt, und dort gerade im Scheitel der Außenwand ein Riß (Fig. 247a), der sich rasch vergrößert (Fig. 247b) und so ein Verwittern der Schalenspitze auch von innen her ermöglicht. Ein leichter Anstoß genügt dann, den alten Apex ganz abzubrechen, wobei es zunächst zu kraterartigen Bildungen kommt (Fig. 246). Mit der Zeit brechen Teile ab, doch tritt niemals eine ganz glatte Säuberung von alten Schalenteilen

ein. Die Ursache, daß der Bruch immer unmittelbar über dem Septum erfolgt, ist rein mechanisch, „denn jeder Druck oder Stoß, den das Tier an seiner oberen Spitze beim Graben in der Erde oder auch beim Kriechen erhält, pflanzt sich nach unten im Gehäuse fort. Dabei können die mit dem Weichkörper in Verbindung stehenden Schalenteile dies bequem aushalten, während im oberen Teile, dort, wo bewohnter und verlassener Teil sich berühren, die Gefahr des Zerbrechens am größten ist" (Wille, S. 10). Die erste Dekollation tritt am Ende des ersten, meist erst im zweiten Jahre, und zwar in der Regel im Juni auf und wiederholt sich normalerweise jährlich.

Auch die Struktur des neugebildeten Apex ist eine andere. Das Periostracum fehlt ebenso wie das an der übrigen Schale vierschichtige Ostracum. Es werden nur die beiden, dem normalen zweischichtigen Hypostracum homologen Schichten angelegt, doch erreichen diese eine Dicke, die der der übrigen Schale gleich ist. Darin unterscheidet sich diese Neubildung von der durch Techow (2520) beobachteten Schalenregeneration.

b) Verkümmerte Schalen der Nacktschnecken (S. 114).

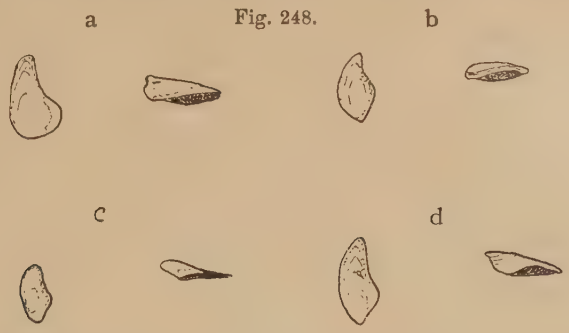
Innerhalb der Familie der Athoracophoriden (= Janelliden) macht sich die Tendenz zum Schalenzerfall geltend. Die Schale ist bei der Gattung *Aneitea* noch durchaus einheitlich, läßt allerdings keinerlei Anwachsstreifen und ähnliches mehr erkennen; sie ist länglich-oval, schildförmig und ähnlich gestaltet und erfüllt die längliche Schalentasche gänzlich. Einen Zerfall in 3—12 Stücke innerhalb der einheitlichen Tasche, wie er von älteren Autoren angegeben wird, halte ich für anomale Zustände, bedingt durch grob mechanische oder chemische (bei Konservierung) Einflüsse. Anders bei *Aneitella* und *Athoracophorus*, wo zahlreiche kleine Kalkstückchen je in einer besonderen kleinen Tasche liegen, ein Zustand, der sicher durch Zerfall einer einheitlichen Kalkplatte und darauf folgender Abkapselung der Bruchstücke innerhalb der primär einheitlichen Schalentasche erreicht wurde.

Daß *Apera* eine noch relativ gut ausgebildete Schale besitzt (Fig. 248), hat neuerdings Watson (2535) gezeigt. Die in ihrer Form etwas an eine Testacellenschale erinnernde Schale der Aperiden ist von den Seitenteilen des Körpers überwachsen und so nach innen verlagert. Dort liegt die Schale in einer wohl ausgebildeten Schalentasche, deren Seiten- und Rückenteile eben dem Mantel entsprechen. Bei einigen Arten greift der am Boden der Tasche befindliche Zellwulst noch in den nach hinten leicht überhängenden Apex.

Trotz der äußeren Ähnlichkeit der Aperidenschale mit der einer *Testacella* müssen beide von verschieden gebildeten außen gelegenen normalen Schalen abgeleitet werden. Während bei *Testacella* die Columella parallel zur größten Länge verläuft, ist sie bei *Apera* schief dazu ge-

lagert. Eben diese Unterschiede finden sich aber zwischen Oleaciniden (Columella parallel) und Rhytididen (Columella schräg). Watson führt

Fig. 248.

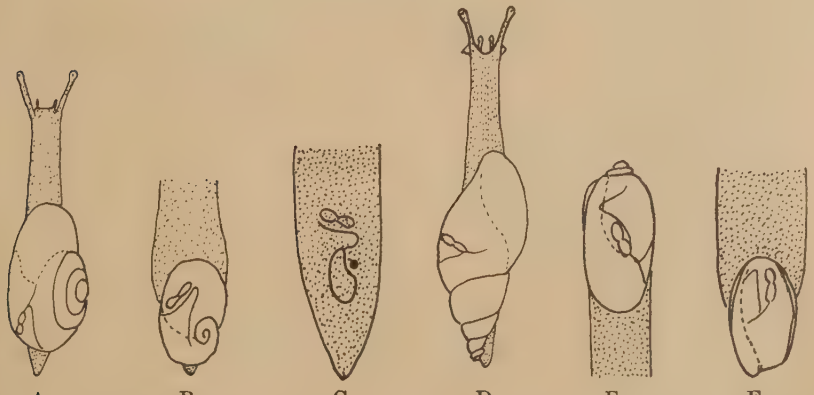


Schalen von a) *Apera gibbonsi rubella*, b) *A. parva*, c) *A. puscelli*, d) *A. sexangulata*. — Vergr. a) und d) 3; b) 6; c) 7. Nach Watson.

noch weitere unterscheidende Merkmale aus der inneren Anatomie an und gibt folgende deskriptive Entwicklungsreihen für die Ausbildung der Schalen von *Testacella* und *Apera* an (Fig. 249):

Rhytida usw. — *Daudebardia*-artige Form — *Apera*.
Euglandina usw. — *Strebelia* — *Testacella*.

Fig. 249.



Schema, um die Entwicklung carnivorer Schnecken aus herbivoren Gehäuseschnecken zu zeigen. A. *Hyalinia*, *Rhytida* usw. B. *Daudebardia*. C. *Apera*. D. *Euglandina* usw. E. *Strebelia*. F. *Testacella*. Nach Watson.

Damit ist zugleich gezeigt, daß die scheinbar nahe Verwandtschaft zwischen *Testacella* und *Daudebardia* nur eine rein äußerliche ist, die durch Konvergenz infolge gleicher carnivorer Lebensweise erreicht wurde. Und tatsächlich ist die *Daudebardia*-Schale von einer helicoiden Schale herzuleiten, wozu noch kommt, daß die innere Anatomie viel weniger mit

der Organisation einer *Testacella* als vielmehr mit der einer *Hyalinia* übereinstimmt. Die Stammform der *Daudebardia* muß also eine mit wohlausgebildeter helicoider Schale versehene Zonitine gewesen sein.

c) Teratologie der Schale (S. 117).

Die Zahl der schon lange bekannten mißgebildeten Formen, besonders bei Planorbiden, ist durch eine Reihe weiterer Meldungen vergrößert worden: Bellevoye (1917), Daniels (1926), Dautzenberg (1927—1930), Hofmann (1942, 2105), Kauffmann (1945), Lewi (1952), Pfeffer (1963), Rolle (1968), Schmalz (1972), Schreitmüller (1975), Strebel (1980) und Wolterstorff (1983). Zuletzt beschäftigt sich Hofmann (2105) mit dieser Frage und sucht die Faktoren für die Entstehung dieser Anomalien aufzuklären. Die immerhin die Ausnahme bildenden abnormen Formen finden sich stets nur an auffallend kleinen Tieren, die inmitten anderer normal gebildeter Individuen leben, die aber ebenfalls deutlich als durch schlechte Ernährung bedingte Kümmerformen zu erkennen sind. Dazu tritt immer eine starke Häufung der Schnecken auf einem verhältnismäßig kleinen Wohngebiet, so daß durch gegenseitige Berührung und Behinderung, d. h. durch mechanische Faktoren die pathologischen Aufwindungen erklärt werden können. Nun findet aber Hofmann solche Mißbildungen nur an *Planorbis planorbis* und nicht auch an anderen Arten des gleichen Fundortes und schließt daraus, daß eine besondere Labilität der Art, also eine besondere Disposition zur Bildung solcher Anomalien anzunehmen ist. Nur wenn diese drei Faktoren zusammentreffen, kann es zu Mißbildungen kommen. Fehlt der letzte, innere Faktor, so kommt es nur zur Bildung von Zwergformen, wie solche neuerdings Geyer (1935) für *Lymnaea* zusammenstellte.

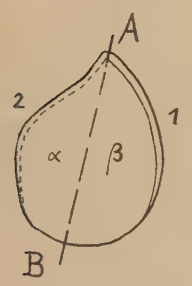
d) Operculargebilde (S. 123).

a) Das Epiphragma (S. 123).

Mit dem genaueren Bau des Epiphragmas von *Helix pomatia* beschäftigen sich die Arbeiten von Vohland (2174) und Floessner (2301, 2303, 2304). Vohland stellt zunächst fest, daß der Rand des Deckels an der Columellarseite (Fig. 250, bei 2) von außen nach innen zu abgeschrägt ist, an der gegenüberliegenden Seite (Fig. 250, bei 1) aber umgekehrt von innen nach außen. Dadurch ist es möglich, daß sich der Deckel um die Achse *AB* (Fig. 250) nach Art einer Falltür drehen kann, so daß die Hälfte α nach außen, β nach innen schlägt. Tatsächlich konnte Flössner (2303) direkt beobachten, daß die Schnecke nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf zunächst den Fuß vorstreckt, dessen Spitze dann gegen die Stelle α in Fig. 250 stößt und so den Deckel öffnet, nachdem der Schleim des Fußes die organische Haut, durch die die Deckelinnenseite mit den Schalenwandungen verklebt ist, erweicht hat. Dem Pneumostom gegenüber findet sich sowohl an der häutigen Innen-

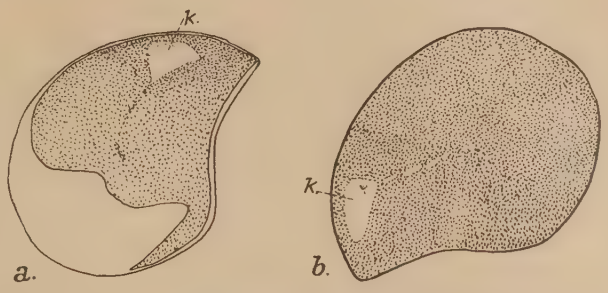
wand des Winterdeckels wie an jedem häutigen Epiphragma, das auch nur temporär gebildet wird, ein dreieckiger Kalkfleck (Fig. 251). Dieser Kalkfleck wird von den um das Pneumostom besonders gehäuften Kalkdrüsen gebildet. Der Zweck dürfte der sein, einen gewissen Luftdurch-

Fig. 250.



Helix pomatia. Epiphragma. Nach Vohland.

Fig. 251.

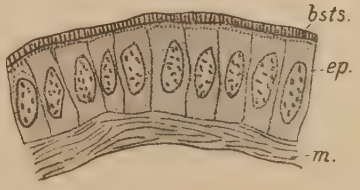


Helix pomatia. a) Epiphragma, b) häutiger Deckel. *k* Kalkfleck, die organische Haut (punktiert) des Epiphragmas in a) z. T. weggenommen, um die dicke Kalkschicht zu zeigen. Nach Flössner.

tritt durch die sonst häutige und wohl weniger luftdurchlässige Membran zu ermöglichen.

Hinter dem Winterdeckel werden noch ein oder mehrere häutige Deckel ausgeschieden, die bisweilen untereinander durch ein Schleimsäulchen verbunden sein können. Flössner zählt unter 100 eingedeckelten *Helix* diese häutigen Deckel hinter dem Kalkdeckel und fand: 1 Tier mit 1, 15 mit 2, 38 mit 3, 27 mit 4, 20 mit 5, 3 mit 6 und 1 Schnecke mit 7 häutigen Deckeln. Im Mittel werden also 3—4 ausgeschieden.

Fig. 252.



Helix pomatia. Epithel aus dem Eingeweidesack. Querschnitt. *bm.* Basaltmembran; *bsts.* Bürstensaum; *ep.* Epithel; *m.* Muskulatur. — Vergr. 900. Nach Burkhardt.

Kimakowicz-Winnicki (2377) bezeichnet die häutigen Deckel als „Dermophragma" im Gegensatz zum kalkigen Winterdeckel, dem Epiphragma. Besser würde es schon sein, von einem „temporären Epiphragma" zu sprechen. Da aber auch beim Winterschlaf solche dünne, fast kalklose Membranen ausgeschieden werden, dürfte Flössners Bezeichnung „häutiger Deckel" die zweckmäßigste sein. Über den feineren Bau des Epiphragmas s. u. (S. 828).

c) Das Clausilium (S. 125).

Kimakowicz-Winnicki (2377) versucht die Entstehung der Mündungsarmaturen und schließlich des Clausiliums in phylogenetischer Ent-

wicklung zu schildern. Inwieweit ontogenetische Beobachtungen seinen Ansichten recht geben, bleibt vorerst ungewiß. Die allmähliche Vergrößerung der Platte hat er direkt beobachtet; sie zeigt zunächst noch regelmäßig angeordnete Zuwachsstreifen, deren Trennungslinien aber später völlig verschwinden. Näheres über diese Entstehung s. u. (S. 828).

II. Das Integument (S. 133).

a) Das gewöhnliche Epithel (S. 133).

Burkhardt (2239) untersuchte neuerdings das Körperepithel unserer *Helix pomatia*, und einige allgemeinere anatomische Arbeiten, besonders von Eckardt (2288) für *Vitrina*, Beck (2198) für *Buliminus*, Wille (2540) für *Stenogyra*, Matthes (2423) für *Helix pisana*, Schumann (2485) für *Gadinia*, Häckel (2338) für *Chilina*, Watson (2535) für *Apera* und ich (2359) für *Vaginulidae* berücksichtigen den feineren Bau der Haut, so daß für einige bisher noch etwas unklare Verhältnisse größere Klarheit gewonnen ist. Eine Basalmembran scheint doch viel häufiger vorzukommen, wenigstens werden in keiner der genannten Arbeiten die Epithelzellen als in der Cutis wurzelnd angegeben. Sie dürfte aber nicht überall gleichmäßig ausgebildet sein und an Stellen, wo Druck ausgeübt wird, wie unter der Kieferleiste oder Mantelrinne, kräftiger entwickelt sein als an anderen Punkten, z. B. unter der Tastplatte der Fühler.

Wichtiger ist die Angabe Burkardts, nach der das Epithel des Eingeweidesackes auf der Außenseite von einem zarten Bürstensaum bedeckt ist, dessen Flimmern in je einem distal in der Zelle liegenden Basalkörperchen wurzeln. Allen übrigen Teilen des Körpers außerhalb der Schale, mit Ausnahme der Fußsohle, fehlt eine Bewimperung. Nachdem Beck die Behauptung Leydigs und Sempers, daß bei *Buliminus radiatus* die seitlichen Körperwände flimmern, zurückgewiesen hat, verlieren die gleichen Angaben für *Arion* und *Helix* (*Chilotrema*) *lapicida* immer mehr an Wahrscheinlichkeit. Nach Eckardt trägt bei Vitrinen außer der Sohle nur noch der das Spiraculum umschließende Mantelsaum Flimmerzellen. So dürften also nur die Basommatophoren ein nahezu überall wimperndes Epithel aufweisen. Häckel erwähnt zwar nur terminale Verdickungen der Epithelzellen, doch konnte Schumann für *Gadinia* überall die Flimmern beobachten. Merton (2430) findet bei den Süßwasserlungenschnecken drei verschiedene Flimmerepithelien der Körperoberfläche:

Fig. 253.

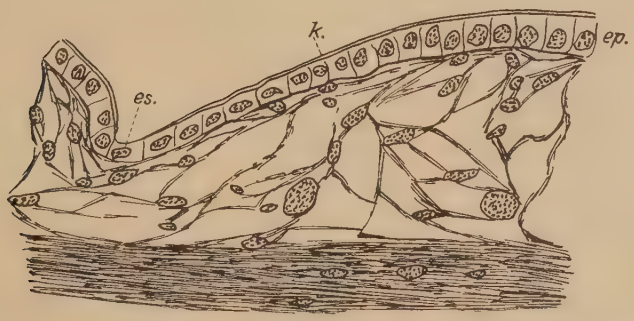
Sarasinula plebeja. Epithel des Mundeinganges. — Vergr. 500. Nach Hoffmann.

a) Epithel mit sehr zarten und langen Wimpern. So am Fühler, Mantelrand und allen dorsalen Partien des Körpers.
b) Epithel mit kürzeren und gedrungeneren Wimpern. So nur am Fuß.
c) Epithel mit noch kürzeren Wimpern, die nur bei besonderen Reizen schlagen. So als schmaler Streifen an der Peripherie der Mundlappen.

Von allen Autoren wird angegeben, daß das Sohlenepithel Flimmern trägt. Nur bei Vaginuliden konnte ich keine nachweisen, was durch die eigenartige Soleolaebildung seine Erklärung finden dürfte.

Ebenso geben alle neueren Untersucher eine Cuticula an, die besonders im Bereich der Lippen eine größere Mächtigkeit erlangt. Ich sah

Fig. 254.



Helix pomatia. Querschnitt durch den vorderen Fußrücken. *ep* Epithel; *es* Einsenkung zwischen den Hautrunzeln; *k.* Cuticula. — Vergr. 495. Nach Burkardt.

Fig. 255.

Sarasinula plebeja. Ein Stück der Epidermis aus einem Längsschnitt. *bl.* Blutgefäß. — Vergr. 620. Nach Hoffmann.

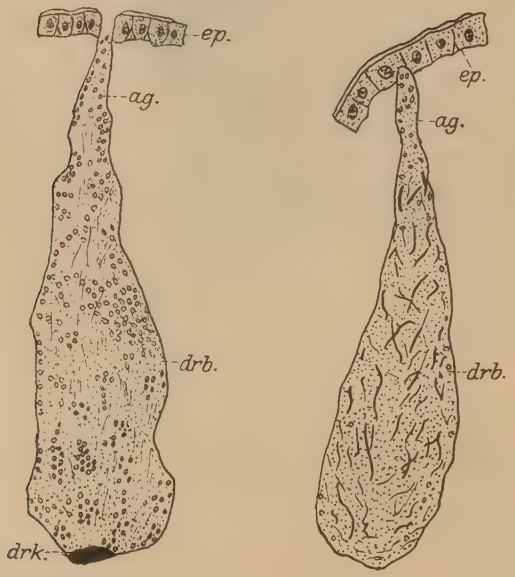
sie bei Vaginuliden dort fast die doppelte Höhe der Zellen erreichen (Fig. 253). Aber auch sonst ist sie nicht so zart, wie meist angenommen wurde. Für die Süßwasserpulmonaten nimmt Herfs (2348) stets eine typische Stäbchencuticula an. Für *Helix* berichtet Burkardt, daß sich in den Einsenkungen zwischen den runzeligen Erhebungen der Haut des Fußrückens die Epithelzellen mehr abplatten und dort eine Cuticula kaum noch sichtbar sei (Fig. 254). Ganz das gleiche fand ich am Notum

der Vaginuliden (Fig. 255). Hier tritt an jede solche Stelle ein Blutgefäß und es besteht kaum ein Zweifel, daß dort der Ort des Gasaustausches bei der bei Vaginuliden nach Reduktion der Lungenatmung allein bleibenden Hautatmung ist. Daß dann auch bei *Helix* und wohl sicher auch bei anderen Formen diesen nahezu cuticularlosen Stellen eine gleiche Funktion zukommt, darf ziemlich sicher angenommen werden.

b) Die einzelligen Drüsen der Haut (S. 135).

Zu den im vorigen Abschnitt genannten Arbeiten kommen hier noch solche von Herfs (2346—2348) und Zill (2550) hinzu, die zum ersten Male genauere mikrochemische Untersuchungen dieser Zellelemente vornehmen. Für die Landgehäuseschnecken ist Zills Arbeit am genauesten und maßgebend. Alle Hautdrüsen der Stylommatophoren sind subepithelial und lassen sich nach Form und Sekret bei allen Gehäuse- und Nacktschnecken in drei Typen scheiden: Schleim-, Eiweiß- und Kalkdrüsen.

Fig. 256.



Helix pomatia. Manteldrüse vom Mantelwulst. *c.* Cuticula; *ep.* Epidermis; *ag.* Drüsenausführgang; *drb.* Drüsenbauch; *drk.* Drüsenkern. — Vergr. 250. Nach Zill.

1. Die Schleimdrüsen (S. 136).

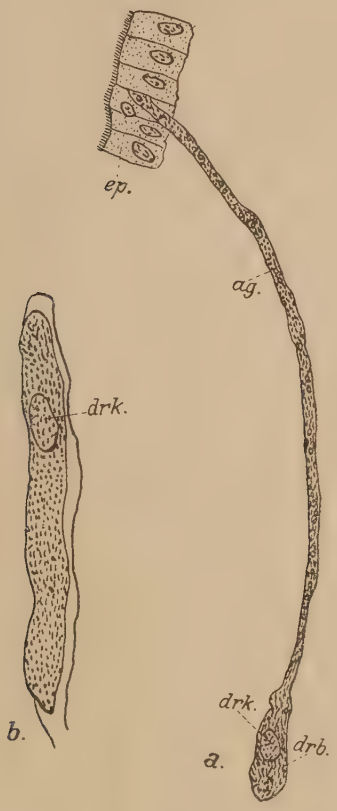
Nach Form, Sekret und Verteilung lassen sich zwei wesentlich voneinander verschiedene Schleimdrüsenarten unterscheiden, die man nach dem Ort ihres häufigsten Vorkommens als Mantel- und Sohlendrüsen bezeichnet.

a) Die Manteldrüsen.

Diese Drüsen finden sich in mächtiger Entwicklung besonders am Mantelwulst, zahlreich in der Rückenhaut und den Seitenteilen des Fußes

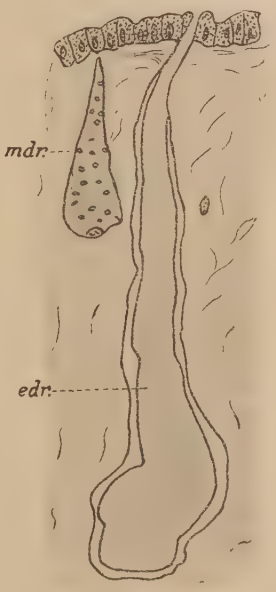
und nur ganz vereinzelt in der Sohle. Ihre Gestalt ist etwa flaschenförmig, doch können andere Drüsen, Muskelzüge und Bindegewebselemente formumstimmend einwirken, so daß auch langausgezogene, schmale Formen auftreten können (Fig. 256). Der Kern liegt stets ganz basal und ist in den Jugendstadien auffallend groß, wie auch Techow (2520a) bei Re-

Fig. 257.



Helix pomatia. Sohlendrüse von der Fußsohle. a) mit bauchig aufgetriebenem Ende, b) ohne abgesetzten Drüsenbauch. *ep.* Epidermis; *ag.* Drüsenausführgang; *drb.* Drüsenbauch; *drk.* Drüsenkern. — Vergr. 450. Nach Zill.

Fig. 258.

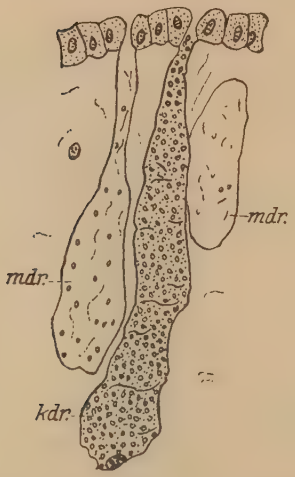


Helix pomatia. Eiweißdrüse vom Mantelwulst. *edr.* Eiweißdrüse; *mdr.* Mantel-drüse. — Vergr. 160. Nach Zill.

generation beobachten konnte. Das Sekret ist im frischen, ausgeschiedenen Zustand weißlich, fast rahmfarben, und besteht aus einer Flüssigkeit mit zartem, fädigem Gerüst, stark lichtbrechenden rundlichen Körperchen und den „wetzsteinförmigen Körperchen". Die verschiedenen Sekretionsstadien wechseln nach Form und Verteilung der rundlichen Körperchen, des fädigen Gerüstes und dem Vorhandensein scharf umrissener Vacuolen.

Kalk läßt sich niemals, auch nicht in Spuren, nachweisen und Herfs' Bezeichnung „Kalkschleimdrüsen" (= Schleimdrüsen älterer Autoren) ist unrichtig.

Fig. 259.

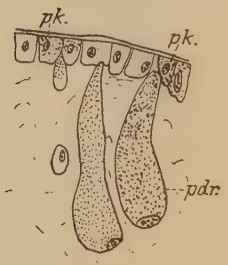


Helix pomatia. Kalkdrüse vom Mantelwulst. *kdr.* Kalkdrüse; *mdr.* Manteldrüse. — Vergr. 160. Nach Zill.

Fig. 260.

Limax cinereoniger. Fädige Drüse aus dem Schwanzrücken. — Vergr. 1044. Nach Herfs.

Fig. 261.



Helix pomatia. Pigmentdrüsen vom Fuß. *pdr.* Pigmentdrüse; *pk.* Pigmentkörner in Epidermiszellen. — Vergr. 450. Nach Zill.

b) Die Sohlendrüsen.

Solche finden sich an der Sohle als vorherrschende Drüsenart. Sie treten vereinzelt am Rücken der Frontalseite des Mantelwulstes und als einzige Schleimdrüsenart an den Fühlern auf. Sie sind von schmaler, schlauchförmiger Gestalt (Fig. 257b), doch setzt sich bisweilen ein kleiner, mehr bauchiger Endteil von einem langen, schmalen Ausführgang ab (Fig. 257a). Das Sekret ist hier farblos, hell glasig und ist auch chemisch von dem der Manteldrüsen verschieden. Von Herfs (2348) werden sie als „echte Schleimdrüsen" bezeichnet.

2. Die Eiweißdrüsen.

Am häufigsten kommen solche Drüsen dem Mantelwulst zu und mehr vereinzelt den Rückenteilen des Rumpfes; sie fehlen vollständig in der Sohle. Sie sind etwa flaschenförmig mit basalem Kern (Fig. 258). Das weißliche, sehr fein gekörnte Sekret ist stark acidophil und als Eiweiß-

stoff gekennzeichnet. Die Sekretbildung geht von Vacuolen aus. Herfs bezeichnet diese Art als „acidophile Farbdrüsen", da sie fast immer ein wenigstens sehr schwach gefärbtes Sekret führen, das aber bei *Levantina mardinensis* und besonders bei *Arion*-Arten intensiv gefärbt ist, bei *Arion empiricorum* sogar die Rotfärbung des Tieres bedingen soll. Mit letzterer Annahme geht er wohl zu weit. Unsicher muß es aber auch noch bleiben, ob überhaupt das Sekret dieser Eiweißdrüsen die intensive Färbung in sich trägt, oder ob der Farbstoff nicht auf noch zu erwähnende Pigmentdrüsen zurückzuführen ist.

3. Die Kalkdrüsen (S. 137).

An Zahl geringer als die beiden bisher erwähnten Drüsenarten finden sich Kalkdrüsen immerhin noch häufig am Mantelwulst und vereinzelt in allen Rückenpartien des Körpers, nie aber in der Sohle. Neben etwa flaschenförmigen Drüsen treten auch lange, schmale, bandförmige auf; beide Formen mit basalem Kern in einem grobkörnigen Plasmarest (Fig. 259). Ausschließlich auf diese Drüsen ist der Kalk beschränkt, der als kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk zugleich in Form feiner Granulationen das Lumen erfüllt. Als Sphärite ist der Kalk in einer organischen feinkörnigen acidophilen Grundsubstanz auskristallisiert; beide werden bei der Sekretion ausgeschieden.

4. Die „fädigen Drüsen".

Für unsere Nacktschnecken *Limax*, *Agriolimax* und *Arion* gibt Herfs noch eine weitere Drüsenart an, deren Sekret stets fädig ausgezogen ist (Fig. 260) und die bis auf die meist kleinere Form den Manteldrüsen (= Kalkschleimdrüsen nach Herfs) sehr ähnlich ist, vielleicht nur ein besonderes Stadium derselben darstellen soll. Es dürfte sich um die von Leydig (875) erwähnten Drüsen mit byssusfädenähnlichem Inhalt handeln. Nachdem Zill feststellte, daß das Manteldrüsensekret stets ein fädiges Gerüst enthält, das zuzeiten sehr stark ausgeprägt sein kann (Fig. 256 rechts), so halte ich die von Herfs als besondere Art erwähnten Drüsen bestimmt für solche Stadien gewöhnlicher Manteldrüsen.

Für die Basommatophoren sind wir auf die Arbeit von Herfs (2348) angewiesen. Auch hier fehlen epitheliale Drüsen stets. Allgemein gilt, daß die Zahl der Drüsen viel geringer ist als bei den Landpulmonaten. Manteldrüsen (Kalkschleimdrüsen Herfs') wurden bei *Planorbis*, *Lymnaea* und *Amphipeplea* in etwa gleicher Verteilung wie bei den Landformen gefunden, nur sind die bauchigen Drüsen hier kleiner und schmal. Sohlendrüsen (echte Schleimdrüsen Herfs') sollen außerhalb der Sohle bei *Amphipeplea* und *Lymnaea* völlig fehlen, doch sind keine ganz einwandfreien mikrochemischen Untersuchungen gemacht worden, so daß gewisse Manteldrüsen doch Sohlendrüsen sein könnten. Sie kommen dagegen bei *Planorbis corneus* überall regelmäßig vor, wenn auch nur verstreut, als kleine äußerst schlanke Drüsen. In der Sohle von *Planorbis*

und *Amphipeplea* finden sich neben vereinzelten Manteldrüsen die Sohlendrüsen, die besonders bei *Amphipeplea* als „Paketdrüsen" zu dichten Gruppen zusammenliegen. Bei *Lymnaea* sollen in der Sohle keine echten Schleimdrüsen (= „Sohlendrüsen" Zill) vorhanden sein, was ich aber nicht annehmen möchte. — Eiweißdrüsen kommen besonders am unteren Seitenrand des Körpers und am Mantelsaum vor, doch finden sie sich auch im Gegensatz zu den Stylommatophoren in der Sohle.

5. Die Pigmentdrüsen (S. 137).

Diese Drüsenart kennen wir jetzt nur von wenigen Arten. Am genauesten hat sie Zill bei *Helix pomatia* untersucht. Außer am Mantelepithel sind sie in wechselnder Menge an allen Körperteilen, in starker Ausbildung besonders an den Tentakeln anzutreffen (Fig. 261). Das Sekret dieser schlanken oder auch bauchigen Drüsen ist durch eine intensive, goldgelbe bis braungelbe Eigenfarbe charakterisiert, das zusammen mit gleichfarbigen Pigmentkörnchen der Epidermiszellen eine entsprechende Färbung der Körperteile hervorruft. Der feinkörnige Drüseninhalt ist ein Exkret, das möglicherweise Harnsäure ist. — Ähnliche kleine Drüsen mit gelber Eigenfarbe werden von Herfs für *Planorbis corneus* und *Lymnaea staynalis* erwähnt. Daß die oben angeführten Farbdrüsen von *Arion* und *Levantina* möglicherweise auch als Pigmentdrüsen anzusehen sind, wurde bereits angedeutet.

Besonders erwähnt sei, daß ich für Vaginuliden in dem Oberflächenepithel nur Schleimdrüsen als Mantel- und Sohlendrüsen nachweisen konnte. Eiweißdrüsen fand ich nur in den sogenannten Perinotalschläuchen, wo ich sie als Giftdrüsen deutete (S. 802). Kalkdrüsen aber konnte ich nirgends mit Sicherheit finden, wobei allerdings bemerkt sei, daß ich kein eigens für mikrochemische Untersuchungen fixiertes Material zur Verfügung hatte.

Alle diese subepithelialen Drüsen gehen aus dem Epithel und nicht aus der Cutis hervor. Abgesehen davon, daß verschiedene Untersucher alle möglichen Übergangsformen feststellen konnten, hat Techow (2520a) für die Schleimdrüsen wenigstens die epitheliale Herkunft durch Regenerationsversuche sicher nachgewiesen; und es dürfte kein Zweifel bestehen, daß ein gleiches auch für die übrigen Drüsenarten gilt.

6. Blasenförmige Sekretion.

Durch Herfs (2348) wurde dann endlich zum ersten Male für Süßwasserschnecken allgemein und für einige Landformen eine blasenförmige Sekretion auf der Haut nachgewiesen. Er trennt zwei Arten dieser Sekretion.

a) „Köpfchenförmige Sekretion".

Bei Beginn wird die Cuticula allmählich zurückgebildet und das Epithel wird zu einem unregelmäßigen sogenannten „Zinnenepithel".

Dann wölben sich die distalen Enden der Zellen blasenförmig vor bis zur Abschnürung oder bis zum Platzen dieser Blase (Fig. 262). So findet man sie bei *Planorbis* und *Lymnaea* an der ganzen Oberseite des Fußes und am Mantelwulst sehr häufig, doch scheint sie auf der Fußsohle zu fehlen. In geringerer Entwicklung wurde sie bei *Succinea* und *Arion empiricorum* beobachtet, bei letzterem auch auf den Seitenteilen der Sohle. Bei *Xerophila* wurde nur ein zinnenförmiges Epithel, doch einwandfrei keine Sekretion gefunden.

Fig. 262.

Planorbis corneus. Seitenepithel vom Schwanzteil mit blasenförmiger Sekretion. — Vergr. 1566. Nach Herfs.

Fig. 263.

Succinea putris. Pinienförmige Sekretion am Seitenepithel. — Vergr. 1044. Nach Herfs.

b) „Pinienförmige Sekretion".

Auch hier bildet sich zunächst ein Zinnenepithel, doch wird dann das Sekret ohne Bildung einer Blase in Form einer Wolke, wie die „Pinie" aus einem Vulkan, ausgestoßen (Fig. 263). Herfs beobachtete diese Sekretion nur bei *Succinea.*

c) Die mehrzelligen Hautdrüsen (S. 139).

1. Die Schwanzdrüse (S. 140).

Herfs hat erneut die Schwanzdrüse bei *Arion empiricorum* untersucht und findet neben den Schleimdrüsen in Form der Sohlendrüsen vereinzelt auch Eiweißdrüsen (acidophile Drüsen nach Herfs). Sicher aber fehlen Mantel- und Kalkdrüsen.

Bei Textfigur 41 (S. 141) werden von Simroth nach André unter c die Drüsen der Schwanzdrüse als „Kalkdrüsen" bezeichnet. Es muß diese Unterschrift berichtigt werden, denn Simroth gibt im Text richtig nur die Schleimdrüsen der Sohle an.

2. Das „Sempersche Organ" (S. 142).

Die Unklarheiten und die sich zum Teil stark widersprechenden Angaben über das „Sempersche Organ" sucht Eckardt (2288) zu lösen. Ein kritisches Studium der älteren Literatur und eigene Untersuchungen an den Vitrinen, *Limax tenellus* und *Agriolimax laevis* ergeben, daß es

sich gar nicht um ein einheitliches Organ handelt, sondern daß in erster Linie die Ganglien der Mundlappen und die gangliösen Anschwellungen der Mundwülste darunter zu verstehen sind. Der Nerv des Mundlappenganglions ist der stärkere Ast des Kopfnerven, der geradlinig zum kleinen (unteren) Fühler führt. Diese Ganglien werden von Paketen und Lagen einzelliger Drüsen überlagert, die ihrer histologischen Beschaffenheit nach große Ähnlichkeit mit den Drüsenzellen der Fußdrüse haben. Die Ausmündung dieses drüsigen Zellenhaufens erfolgt hinter der nervösen Tastplatte, die mit gewölbter Oberfläche den Abschluß des Mundlappenganglions nach außen bildet. Ob für alle Zellen eine solche Ausmündung erfolgt, bleibt noch unsicher. Die noch außerdem erwähnten Drüsenpakete, die in der Umgebung dieser kompakten Drüsen liegen und die auch in den Scheiden der beiden Tentakelpaare sich finden, gehören sicher einem anderen, wahrscheinlich aus der Cutis stammenden Gewebe an und sind durch den Mangel jeglichen Ausführganges charakterisiert.

Aus diesem Bau folgt, daß eine Zugehörigkeit dieses „Semperschen Organes" zur Mundhöhle abzulehnen ist und daß auch eine solche gar nicht verständlich wird. Die Drüsen also als pharyngeale Speicheldrüsen anzusprechen, wie es Babor (669) und ihm folgend Meisenheimer (2026) tut, geht nicht mehr gut an, und ich halte es auch für durchaus unwahrscheinlich, daß sich *Helix pomatia*, Babors Untersuchungsobjekt, darin anders verhalten sollte.

Ich stimme also Eckardt durchaus bei, den Ausdruck „Sempersches Organ" ganz fallen zu lassen und dafür von Mundlappen- und Lippenganglien und von einer „Mundlappendrüse" zu sprechen. Dann aber steht auch die eigenartige Drüse im vorderen Fühler der Vaginuliden (vgl. S. 153, 803) nicht mehr so isoliert da und ist den Mundlappendrüsen der übrigen Pulmonaten durchaus homolog, nur daß sie bei diesen Soleoliferen in stärkerer Ausbildung vorhanden ist.

Häckel (2338) gibt für *Chilina* eine „obere Lippendrüse" an, die wohl paarig sein soll, da sie in der Mediane auf Schnitten nicht zu sehen ist. Sie mündet an der ventralen Seite der Lippentaster. Ich gehe vielleicht nicht fehl, wenn ich nach der etwas unklaren Beschreibung darin die Mundlappendrüse sehe. Die von ihm angegebene „Lippendrüse" dürfte dagegen eine Fußdrüse darstellen.

3. Die Fußdrüse (S. 142).

A) Basommatophoren (S. 143).

Für *Gadinia* wird von Schumann (2485) zwischen Fuß und Basis der Kopflappen eine „vordere" Fußdrüse als flache Einstülpung beschrieben. Flimmern sowohl wie subepitheliale Drüsen fehlen; die niedrigen auskleidenden Epithelzellen besitzen helles Plasma und kleine Kerne. Nur vorn, wo die Drüse in die Fußwandung übergeht, finden

sich subepitheliale Drüsen, und zwar Schleim- und Eiweißdrüsen wie auch sonst an der Körperwand. Wie die Sekretion im Inneren der Drüse erfolgt, bleibt also unklar. In die Drüse mündet eine an der weiblichen Geschlechtsöffnung beginnende Flimmerrinne, ein Verhalten, das Schumann zu der Annahme veranlaßt, das Fußdrüsensekret werde zum Ankleben der Eier an die Felsen verwendet.

Häckel (2338) beschreibt bei *Chilina* eine „Lippendrüse", die sich durch einen Spalt zwischen Lippentastern und vorderstem Fußrand öffnet. Zahlreiche subepitheliale Drüsen münden hier aus. Ich glaube bestimmt, daß wir hierin die bei Basommatophoren allgemein schwach ausgebildete Fußdrüse vor uns haben, zumal die Innervation dieser „Lippendrüse" nach Häckel vom Pedalganglion aus erfolgt.

B) Lissopode Stylommatophoren (S. 143).

Die neueren Arbeiten, soweit sie die Fußdrüse genauer berücksichtigen, bringen nur unwesentliche Erweiterungen der bisherigen Kenntnisse. Die „masses supérieures" Andrés (1068) oder „obere Drüse" nach Simroth (S. 145) ist vielleicht besser mit Burkhardt (2239) als „dorsale Drüse" zu bezeichnen und scheint allgemein vorzukommen. Beck (2198) gibt sie für *Buliminus* im Gegensatz zu André nicht als scharf umschriebene, in die Leibeshöhle ragende Masse an. Das Sekret dürfte ein Schleim sein, der sich aber chemisch von dem der ventralen Drüse unterscheidet. Ob wir es hier etwa mit den Manteldrüsen nach Zill bzw. deren Abkömmlingen, dort aber mit den Sohlendrüsen (Zill) zu tun haben, müßten mikrochemische Untersuchungen erst noch darlegen.

Von der „eigentlichen Fußdrüse", die dann besser als „ventrale Drüse" bezeichnet werden kann, wird durch Wille (2540) bei *Stenogyra* nichts von den zwei sonst allgemein vorhandenen Längswülsten am Boden erwähnt; vielleicht finden sie sich nur in sehr schwacher Andeutung. Allgemein werden die Bodenzellen als wimpernd beschrieben, ebenso wie ihnen auch eine mehr oder weniger starke Cuticula zukommt, deren Vorhandensein bei *Helix pisana* von Matthes (2423) entgegen André betont wird. Vorspringende Falten am Dach der hinteren Fußdrüse werden angegeben für *Helix pisana*, *Helix pomatia*, *Stenogyra decollata* und *Aperiden* (Watson 2535). Bei letzteren sind diese Falten in einem dünnwandigen gegen den übrigen Gang etwas abgesetzte Endbläschen gelegen.

In einem schmalen Streifen der dorsalen Wand der Drüsen fehlt fast regelmäßig die Drüsenmasse.

Von Drüsenelementen kann man wohl nur zwei Arten unterscheiden, die Schleimdrüsen und die Vakuolenzellen. Erstere bilden die Hauptmasse der eigentlichen Drüse. Meist werden dort zwei, von Wille sogar mehrere verschiedene Drüsenelemente angegeben, die ich aber nur für verschiedene Sekretionsstadien halte, wenigstens solange nicht genauere cytochemische Untersuchungen etwas anderes fordern. Ebenso bedarf es

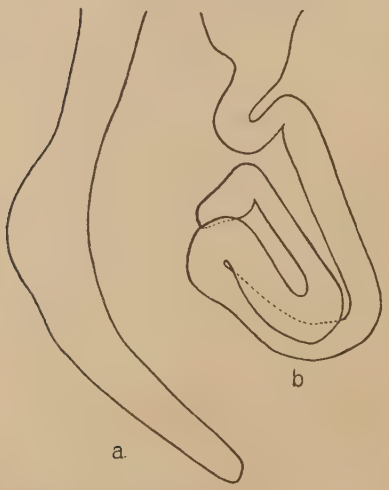
noch exakter Nachprüfung, ob der Ersatz der Drüsen von Bindegewebselementen aus geschieht, was mir zunächst noch zweifelhaft erscheint. Die Vacuolenzellen sind nur auf das Dach der Drüse und dort nur auf die hinteren Abschnitte beschränkt. Wo dorsale Falten vorhanden sind, sind die Zellen meist auf diese beschränkt; sonst aber gehen sie auch kaum auf die Seitenwände über. So wird von allen neueren Untersuchern übereinstimmend berichtet. Nur Burkhard erwähnt sie nicht auf den dorsalen Falten bei *Helix pomatia*, doch gibt sie Meisenheimer für die gleiche Art an. Dieser Komplex vacuolenführender Zellen scheint hiernach überall vorzukommen und wir können in ihm wohl ein Exkretionsorgan erblicken, nachdem Cuénot (750) von ihnen bei einigen Arten (z. B. *Limax*, *Arion*) eine exkretorische Funktion nachgewiesen hat. Matthes betrachtet die Zellen als Eiweißdrüsen, was wohl nicht das richtige trifft. Kalkdrüsen sind bisher nirgends in der Fußdrüse nachgewiesen, so daß der von André im Schleim der Fußdrüse gefundene phosphorsaure und kohlensaure Kalk seiner Herkunft nach noch unbekannt ist. Vielleicht stammt er aus den Vacuolenzellen.

C) Soleoliferen (S. 147).

Vaginuliden (S. 147).

Simroth berichtet (1013 und S. 147), daß bei *Sarasinula plebeja* (= *Vaginula hedleyi*) die Mündung eine kegelförmige, vorstreckbare, bewegliche Lippe sei. Ich habe weder bei dieser noch bei anderen Arten ein solches Verhalten beobachtet und sehe diese „Lippe" als eine zufällige Folge der Kontraktion an. Die Form der Drüse ist bald ein gestreckter Schlauch (Fig. 264a), bald ein mehrfach geknicktes Rohr (Fig. 264b). Dazwischen finden sich alle möglichen Übergänge, aber nicht scharf artkonstant. Der von Simroth (1013, 2639) gemeldete „weiße, kreidige" Deckenstreif einiger Arten ist nach meinen Befunden (2359) nicht für die Art charakteristisch, nicht artkonstant und vor allem auch nicht der äußerlich sichtbare Ausdruck verschiedener Drüsenelemente. Die bisher angegebenen beiden Drüsenarten beschränken sich nicht auf bestimmte Bezirke (Fig. 265) und stellen nur verschiedene Sekretionszustände der gleichen Drüse dar. Das runde bis querovale Lumen der Drüse wird

Fig. 264.

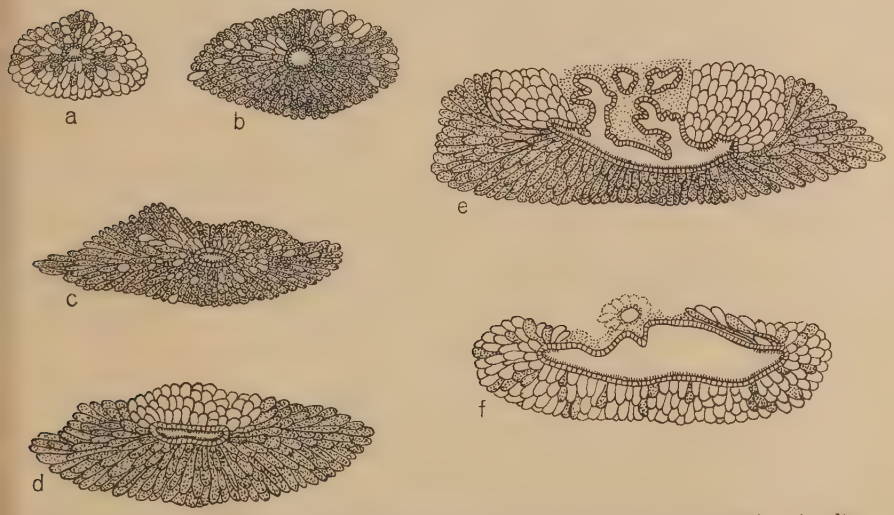


Umriß der Fußdrüse von a) *Sarasinula plebeja*. b) *Meisenheimeria alte*. — Vergr. a) 11; b) 8. Nach Hoffmann.

von einem Wimperepithel allseitig umgeben. Eine am Dach verlaufende Längsrinne, auf die die Flimmerzellen beschränkt sein sollen (Simroth 1013 und S. 148), ist nicht vorhanden.

Bei *Vanigula* (= *Vaginula*) *bleekeri* fand ich ein etwas schärfer abgesetztes rundliches Gebilde, wie es Keller (2375) für *Phyllocaulus* (= *Vaginula*) *gayi* beschrieb, auch mit den gleichen von der Dorsalseite ins Lumen hängenden kurzen Falten. Keller bezeichnet die zwischen diesen Falten liegenden Räume als Tubuli, was ich nicht für zweckmäßig halte. Das Epithel dieser Falten ist cilienlos und durch Vacuolenzellen charakterisiert. Wenn auch nach außen hin nicht kenntlich, kommen doch diese Vacuolenzellen auf flachen Falten auch allen übrigen Vaginuliden am Dach des blinden Endes der Fußdrüsen zu (Fig. 265, *e*, *f*).

Fig. 265.



Querschnitt durch die Fußdrüse (halbschematisch) von a) und b) *Meisenheimeria alte;* c) *Semperula maculata;* d) *Vanigula bleekeri;* e) *Vanigula bleekeri* durch das blinde Ende; f) *Meisenheimeria alte* durch das blinde Ende. — Vergr. a) bis c), f) 127,5; d) und e) 52,5. Nach Hoffmann.

5. Die vielzelligen Hautdrüsen der Soleoliferen (S. 150).

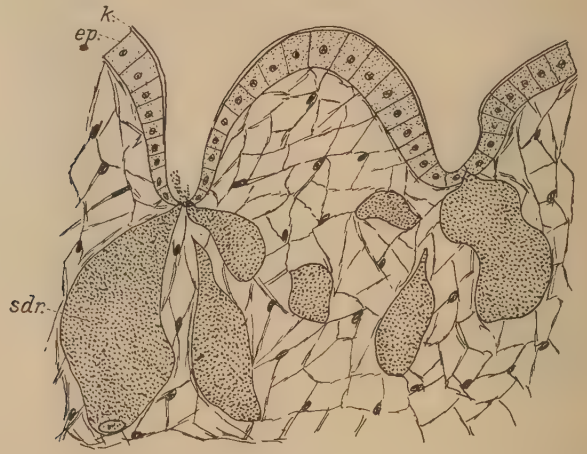
Für die Vaginuliden habe ich neuerdings (2359) diese Drüsen behandelt. Nur die in der Ebene des Perinotums gelegenen tiefen Schläuche kann man mit einiger Berechtigung als vielzellige Hautdrüsen ansprechen, nicht aber die Drüsen des Notums und Hyponotums. Ich trenne also in „Hautdrüsen“ und „Perinotaldrüsen“.

a) Die Hautdrüsen der Vaginuliden.

Die Hautdrüsen sind große, sackförmige Gebilde, die zum Teil tief in die Cutis eingesenkt liegen. Ihre schmalen, kurzen Ausführgänge

münden vielfach am Grunde mehr oder weniger flacher Einsenkungen der Körperoberfläche (Fig. 266). Die Drüsen, deren Zahl im Ganzen genommen nicht allzu groß ist, stehen in der Nähe des Perinotums dichter als auf dem übrigen Notum und Hyponotum. In der Regel liegen zwei bis drei solcher Zellen, selten mehr, an einer solchen Vertiefung. Diese flachen, selten tieferen und dann sicher anomalen Einsenkungen können nicht als Ausführgang einer mehrzelligen Drüse angesehen werden. Die großen hellen Blasen in der Umgebung dieser Vertiefungen, die Simroth als Reservoire für den aus der tiefer liegenden „Mucosa" stammenden Schleim bezeichnet, sind nur die unter der Epidermis gelegenen vorderen

Fig. 266.



Semperula maculata. Querschnitt durch die Epidermis mit den Hautdrüsen. *ep* Epidermis; *k* Cuticula; *sdr* Schleimdrüse. — Vergr. 1100. Nach Hoffmann.

Teile der Drüsen selbst, deren Sekret (wohl beim Abtöten) übermäßig entleert war. Bei *Sarasinula plebeja* (= *Vaginula hedleyi*) sollen diese Bildungen mit einem System miteinander kommunizierender Schleimkanäle in Verbindung stehen. Ich habe solches Verhalten weder bei der gleichen noch bei anderen Arten angetroffen. Die „Schleimkanäle" sind Blutgefäße, und nur eine ungenügende Konservierung seiner Objekte kann Simroth irregeführt haben. Alle diese Hautdrüsen konnte ich nur als Schleimdrüsen feststellen, Eiweiß- oder Kalkdrüsen fand ich nicht.

b) Die Perinotaldrüsen (S. 151).

In der Ebene des Perinotums münden in regelmäßigen Abständen stehende, tiefe Schläuche aus (Fig. 43, S. 151), die von einem Plattenepithel ausgekleidet sind. In diese Schläuche ergießen zahlreiche sackförmige Drüsen ihren Inhalt, und zwar konnte ich Schleim- und Eiweißdrüsen (letztere von mir als Giftdrüsen bezeichnet) feststellen (Fig. 267). Im Gegensatz zu P. und F. Sarasin (1646), nach denen nur bei sehr

jungen Tieren echte Drüsenzellen, sogenannte „Phiolenzellen“, in den Schlauch münden sollen, später nur die flachen Epithelzellen sezernieren könnten, fand ich auch bei den erwachsenen Formen typische Drüsenzellen, nur daß sie dann im Verhältnis zu dem weiter gewordenen Lumen des Schlauches kleiner erschienen und weniger hervortraten.

Fig. 267.

Semperula maculata. Wand des Perinotalschlauches mit Schleim- und Eiweiß- (Gift-) Drüsen. *sdr* Schleimdrüse; *edr* Eiweißdrüse. — Vergr. 1100. Nach Hoffmann.

6. Die Drüse im vorderen Fühler von „Vaginula“ (S. 153).

Auf Grund eigener Untersuchungen (2359) betrachte ich diese Mundlappendrüse als eine geknäuelte, tubulöse Drüse. Ihr fast kubisches Epithel gibt ein annähernd homogenes, eiweißartiges Sekret durch Dehiszenz der Zellwand ab. Zwischen den Windungen der Drüse findet sich Bindegewebe; eine „Tunica propria“, wie sie Simroth (1013) beschreibt, ist nicht vorhanden. Daß diese Drüse der Mundlappendrüse der übrigen stylommatophoren Pulmonaten homolog ist, wurde schon oben (S. 798) erwähnt. Sie würde zusammen mit dem nervösen Apparat im unteren Spaltlappen der vorderen Fühler das „Sempersche Organ“ darstellen.

8. Die Nackendrüse.

Unmittelbar unter dem Mantelwulst fand Beck (2198) bei *Buliminus* ein drüsiges Organ aus lauter gleichartigen, einzelligen Drüsenelementen, die an der Verwachsungslinie des Mantels mit dem Integument des Nackens nach außen münden. Nach hinten wölbt sie sich wulstig in die Lungenhöhle vor. Die Drüsen sollen große Ähnlichkeit mit Eiweißdrüsen haben.

Eine gleiche Bildung beschreibt dann Eckardt (2288) von den Vitrinen, von *Limax* und *Agriolimax*. Bei *Vitrina* erstreckt sich die Drüse über die Mantelrinne hinaus bis in den linken Schalenlappen. Die Drüsenelemente sollen sich als Eiweißdrüsen charakterisieren lassen.

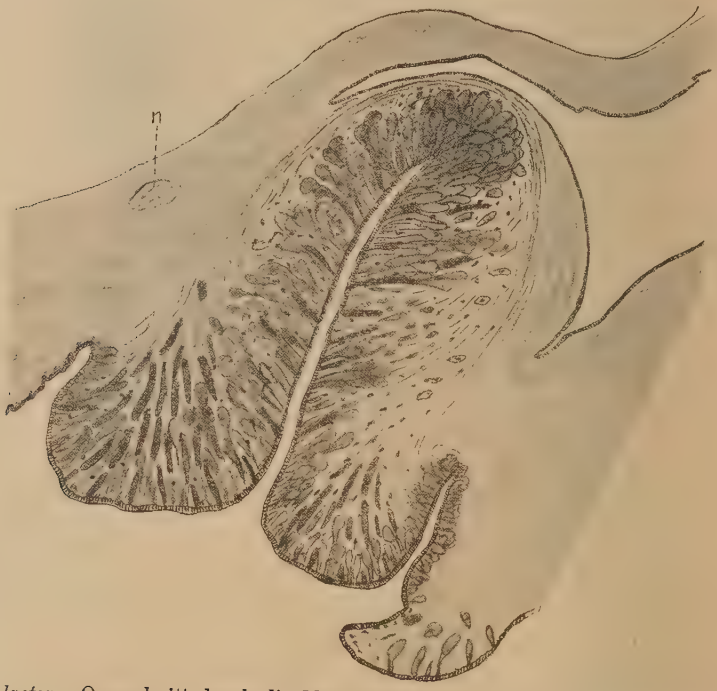
Ob diese Nackendrüse nur eine mäßig entwickelte Manteldrüse ist, wie sie zuletzt Matthes (2423) für *Helix lactea* beschrieb, muß vorerst

noch ungewiß bleiben, da die bisherigen Beschreibungen und Abbildungen der Nackendrüse nicht völlig klar und eindeutig sind.

9. Die Manteldrüse von *Helix lactea.*

Über Lage und Form habe ich schon oben (S. 784) berichtet und es bleibt hier nur, auf den genaueren Bau der Drüsenelemente einzugehen (Fig. 268). Es finden sich nur einzellige Drüsen, und zwar Schleimdrüsen sowohl wie Eiweißdrüsen, beide in ungefähr gleicher Anzahl. Sobald eine dieser Drüsenzellen sich erschöpft hat, soll sie von außen her durch Bindegewebszellen ersetzt werden, die nach dem Lumen der Drüse hinwandern.

Fig. 268.



Helix lactea. Querschnitt durch die Manteldrüse. — Vergr. 1000. Nach Matthes.

11. Die Spiraculumdrüse.

Bei *Vitrina-* und *Limax*arten fand Eckardt (2288) einen Drüsenkomplex, der das Spiraculum umschließt (Fig. 269). Die Drüse dehnt sich sowohl im Basalgebiet des rechten Schalenlappens wie im Hinterende der die andere Seite des Atemloches bildenden Kapuze in bedeutender Weite aus. Die einzelnen drüsigen Elemente liegen nicht ganz so dicht wie in der Nackendrüse, sollen aber wie dort Eiweißdrüsen sein.

Hierher möchte ich auch das von Wille (2540) bei *Stenogyra* als „Manteldrüse“ beschriebene Drüsenorgan stellen (vgl. auch S. 784). Es

beginnt neben dem Atemloch und erstreckt sich zum Teil in den oberen linken Mantellappen. Es werden zwei Drüsenelemente angegeben, von denen ich die einen als Schleimdrüsen, die anderen als Eiweißdrüsen ansprechen möchte, falls letztere nicht nur besondere Sekretionsstadien der ersteren darstellen. Das Sekret wird nach außen auf den Mantelwulst und in den Atemgang hinein entleert.

Fig. 269.

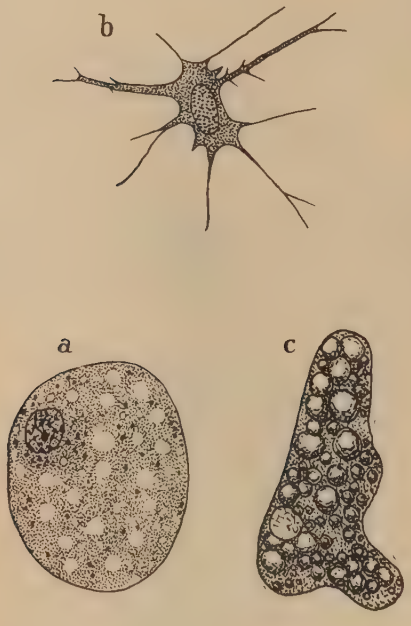
Vitrina elongata. Drüsenfeld am Spiraculum. Etwas schematisiert. Nach Eckardt.

d) Das Bindegewebe (S. 155).

Neben einigen Arbeiten, die den Bau des Bindegewebes nur mehr nebenbei erwähnen, sind hier eine Arbeit Schaffers (2475) und besonders die Untersuchungen Kiskers (2378) zu berücksichtigen. Schaffer beschäftigt sich mit der zellig-blasigen Bindesubstanz, den sogenannten Leydigschen Zellen, die die Maschenräume der sich durchflechtenden Faserbündel der Körperwand erfüllen. Diese Zellen lassen sich isolieren und bestehen aus einer kapselartigen Umhüllung, in der das Plasma bis auf einen ganz schmalen Wandbelag und die Umgebung des wandständigen Kernes zurückgedrängt ist. Der übrige Raum ist von einer glashellen Flüssigkeit erfüllt oder zu gewissen Zeiten mit Kalk. Genauer berichtet Kisker über das Bindegewebe der *Helix pomatia.* Nach ihm finden sich bei vier Wochen alten Tieren zwischen den Muskelfasern nur embryonale, verästelte Bindegewebszellen, dazwischen gelegentlich Lücken, die als Blutlakunen angesehen werden. Bei erwachsenen Formen aber ist an Stelle der embryonalen Zellen eine homogen erscheinende Grund-

substanz getreten, in der Kerne verstreut liegen. Zellgrenzen wurden nicht gefunden, ebenso keine Fibrillen, nur kleinere und größere Lakunen, die die Grundsubstanz durchsetzen. Blasenzellen (= Leydigsche Zellen) (Fig. 270a) sollen in der Körperdecke nicht vorkommen und allein auf die die Körperhöhle durchziehenden Membranen beschränkt sein. Die Blasenzellen können Kalk in Form kleiner Körner bisweilen in großer Menge einschließen. Als weitere, diesen Membranen zukommende Elemente werden noch „sternförmige Bindesubstanzzellen" genannt (Fig. 270b), deren immer feiner werdende Ausläufer schließlich als Fibrillen die Grundsubstanz durchziehen, und ferner Körnchenzellen von unregelmäßiger Gestalt und oft mit pseudopodienartigen Fortsätzen (Fig. 270c), für die eine amöboide Bewegung direkt beobachtet werden konnte. Der Inhalt dieser Körnchenzellen besteht aus verschieden großen, kugeligen Gebilden mit starkem Lichtbrechungsvermögen. Die chemische Natur dieser Granula ist noch unsicher, doch scheint es sich wohl um Eiweißkörper zu handeln. Alle diese Zellelemente sind zusammen mit feinen Muskelfasern einer fast homogenen Grundsubstanz eingelagert, die von kreisförmigen oder ovalen Öffnungen, Zirkulationslücken durchbrochen wird (Fig. 271).

Fig. 270.



Helix pomatia. a) Lebende Blasenzelle (Vergr. 700); b) sternförmige Bindesubstanzzelle (Vergr. 570); c) Körnchenzelle (Vergr. 750). Nach Kisker.

Kisker berücksichtigt weiter aber auch zum ersten Male genauer, die Topographie der interstitiellen Bindesubstanzen der Leibeshöhle. Er unterscheidet bei *Helix pomatia* eine Reihe konstant gelagerter Membranen (Fig. 272) wie folgt:

1. Die Membrana circumintestinalis.

Diese Haut setzt am Kopf dicht über den oberen Tentakeln in querer, bogenförmiger Linie an und zieht dann immer parallel zu Rücken- und Seitenflächen des Fußes bis etwa zur Mitte des Diaphragmas.

2. Die Membrana capitocerebralis,

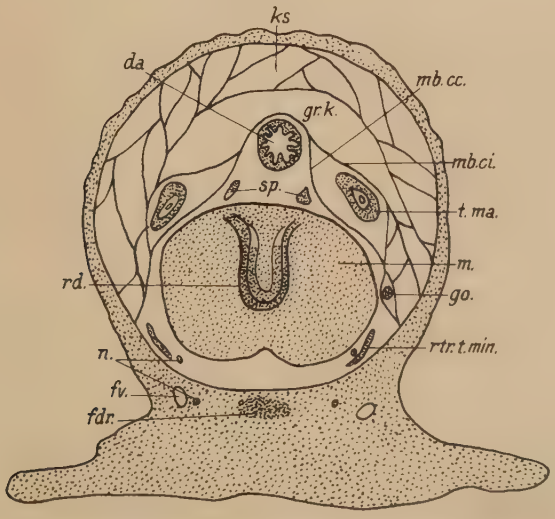
zwischen dem Hüllgewebe der oberen Schlundganglien und dem Kopf.

In der Medianebene und zu Seiten der Tentakel verschmilzt sie, noch bevor sie die Kopfhaut erreicht, mit der Membrana circumintestinalis, wodurch zwei Röhren entstehen, durch die die oberen Tentakel laufen.

Fig. 271.

Helix pomatia. Stück einer Membran der interstitiellen Bindesubstanz. *blz.* Blasenzelle; *fb.* Fibrille; *grs.* Grundsubstanz; *kz.* Körnchenzelle; *mf.* Muskelzelle; *st.z.* sternförmige Zelle; *zl.* Zirkulationslücke. — Vergr. 375. Nach Kisker.

Fig. 272.



Helix pomatia. Querschnitt durch die Gegend des hinteren Teiles der Mundmasse. *da* Darm; *fdr.* Fußdrüse; *fv.* Fußvenenstamm; *go.* Geschlechtsorgane; *gr.k.* große Kammer; *ks* Kammersystem; *m.* Mundmasse; *mb.cc.* Membrana capitocerebralis; *mb.ci.* Membrana circumintestinalis; *n* Nerv; *rd.* Radula; *rtr.t.min.* Retractor tentaculi minoris; *sp.* Speicheldrüse; *t.ma.* Tentaculus maior. — Vergr. 7. Nach Kisker.

3. Die Membrana transversa,

die etwa nach dreiviertel Schalenwindung quer durch die verengerte Leibeshöhle verläuft. Sie läßt für den Darm und den Columellarmuskel je eine Öffnung frei.

4. Die Membrana hepatica,

die dem unteren Leberlappen und der diesen umkreisenden Darmschlinge dicht anliegt.

Hierzu kommen noch eine Reihe kleinerer, in wechselnder Anordnung auftretenden Membranen, so zwischen der Membrana circumintestinalis und der Körperwand, so daß dieser Raum in zahlreiche Kammern getrennt wird, ferner Membranen zwischen den Cerebralnerven oder dem Unterschlundganglion und den Körperseiten und manche andere, die vielfach zwischen Darm und benachbarten Körperstellen oder Organen Verbindungen herstellen. Die Geschlechtsorgane schieben sich in verschiedener Weise zwischen die konstanten Membranen, bald mit diesen dicht verschmolzen, bald sie durchbrechend und frei in die Räume ragend. Ein besonderes stets auftretendes Mesenterium,

5. Die Membrana uterina,

verbindet den Ovidukt, Spermovidukt und den Receptaculumstiel in ganzer Länge bis zur Membrana transversa mit der Membrana circumintestinalis.

d') Kalk und Pigment (S. 156).

Der Kalk (S. 157).

Schaffer gibt Kalk nur für die großen, blasigen (Leydigschen) Zellen an. Kisker fand ihn zum Teil in den Blasen- (Leydigschen) Zellen, zum Teil in knollenförmigen Körnern direkt in der Grundsubstanz. Diese Kalkkörperchen zeigen einen konzentrisch geschichteten Bau, der durch die organische Grundsubstanz bewirkt wird (Fig. 273). Röchling (2469) und Beck (2198) fanden die gleichen Gebilde, aber in Zellen.

Der schwarze Farbstoff (S. 157).

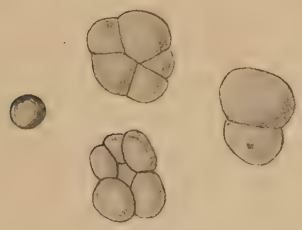
Als letzter hat sich Weber (2536) mit den Chromatophoren von *Agriolimax agrestis* beschäftigt. Der schwarze Farbstoff findet sich stets in stark verästelten Zellen, deren Kern sehr chromatinarm ist (Fig. 274a). Da die schwarzen Farbzellen in der Entwicklung später auftreten als die braunen, können sie nicht die Muttersubstanz der übrigen gefärbten Pigmentzellen sein. Über die Herkunft der Melanophoren werden keine bestimmten Angaben gemacht. Weber hält eine Entstehung durch Oxydation für sehr möglich, doch sei Lichtzutritt unbedingt erforderlich.

Rote und gelbe Pigmente (S. 161).

Das rotbraune Pigment bei *Agriolimax agrestis* ist nach Weber ebenfalls in verästelten Zellen abgelagert, die nur kleiner als die Melano-

phoren sind (Fig. 274b). Es scheint den allophoren Pigmenten anzugehören; doch kann auch ein Lipochrom vorliegen, dessen Verhalten durch eine Verbindung mit einem anderen Stoff abweichend ist. Sauerstoff und Feuchtigkeit bewirken eine Vermehrung dieses Pigmentes.

Fig. 273.



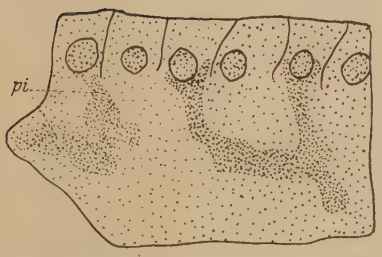
Helix pomatia. Kalkkörnchen mit Schichtung aus der interstitiellen Bindesubstanz. — Vergr. 625. Nach Kisker.

Fig. 274.

a b

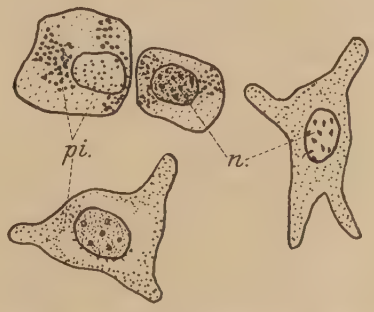
Agriolimax agrestis. a) Melanophore, b) Rotbraunzelle. — Vergr. ca. 900. Nach Weber.

Fig. 275.



Helix nemoralis. Querschnitt durch ein Pigmentband, zeigt den Eintritt des Pigmentes in das Epithel. *pi.* Pigment. — Vergr. 1200. Nach Distaso.

Fig. 276.



Helix nemoralis. Verschiedene Stadien der Tätigkeit der Chromatophorenzelle. *n.* Kern; *pi.* Pigmentkörner. — Vergr. 1200. Nach Distaso.

Pigmente allgemein.

Die Untersuchungen Distasos (2281) beziehen sich auf die Chromatophoren allgemein, besonders auf die auffallende Übereinstimmung der Schalen- und Mantelbänder bei *Cepaea nemoralis* und *hortensis.* In diesen Mantelbändern liegt das Pigment epithelial, doch kann er direkt beobachten, daß embryonal dieses Pigment erst aus der Cutis übertritt (Fig. 275). Die Bildung des Pigmentes soll eine einfache Umwandlung des in das Plasma übertretenden Chromatins sein, denn zunächst balle sich das Chromatin im Kern zusammen, dann treten Wolken von Pigment an den Polen des Kernes auf und schließlich sei der Kern fast chromatinleer (Fig. 276). Gegen die Exkretnatur der Pigmente führt er

die strenge Lokalisation in den Mantelbändern (epithelial wie subepithelial) an. Weber meint mit anderen, daß es sich hierbei höchstens darum handeln könne, daß austretende Kernbestandteile gleichsam fermentativ auf die plasmatische Bildung der Pigmente wirken.

e) Die Muskulatur (S. 163).

1. Die Muskulatur der Körperwände (S. 163).

Trappmann (2525) unternahm es zum ersten Male, die gesamte Muskulatur einer Schnecke, und zwar *Helix pomatia*, zu untersuchen und so Licht in diese Verhältnisse zu bringen. Ein etwas früherer Versuch Jousseaumes (2114), die Muskulatur des Schneckenfußes zu klären, gelangte kaum über bis dahin Bekanntes hinaus. Ich folge also Trappmann und beginne mit der

Muskulatur der Körperwand (Fig. 277).

Hier unterscheidet er:

a) Musculi transversales,

die ventral von der seitlichen Körperwand zur gegenüberliegenden ziehen und als einzige Muskelfasern der Körperwände und des Fußes, dem sie auch zugerechnet werden können, zu kleineren Bündeln vereint für längere Zeit völlig frei dem kompakten Fußgewebe aufliegend verlaufen.

b) Musculus retractor anterior,

der der vordere Ast des Musculus retractor internus (vgl. S. 818) ist. Bald nach der Abgangsstelle vom gemeinsamen Stamm gabelt er sich in eine rechte und linke Muskelhälfte, deren Fasern zu beiden Seiten der Insertionslinien des Fußretraktors (retr. pedis vgl. S. 818) an der Grenze zwischen dem Fuß und den Körperwänden im übrigen Muskelgewebe oralwärts verlaufen. Vorn konvergieren beide Lagen stark bis zur gegenseitigen Überkreuzung.

c) Musculi longitudinales,

die ähnlich wie die vorigen oralwärts verlaufen; sie kommen nicht von der Schalenspindel her und ziehen deshalb überall in der Längsrichtung des Körpers.

d) Musculi circulares.

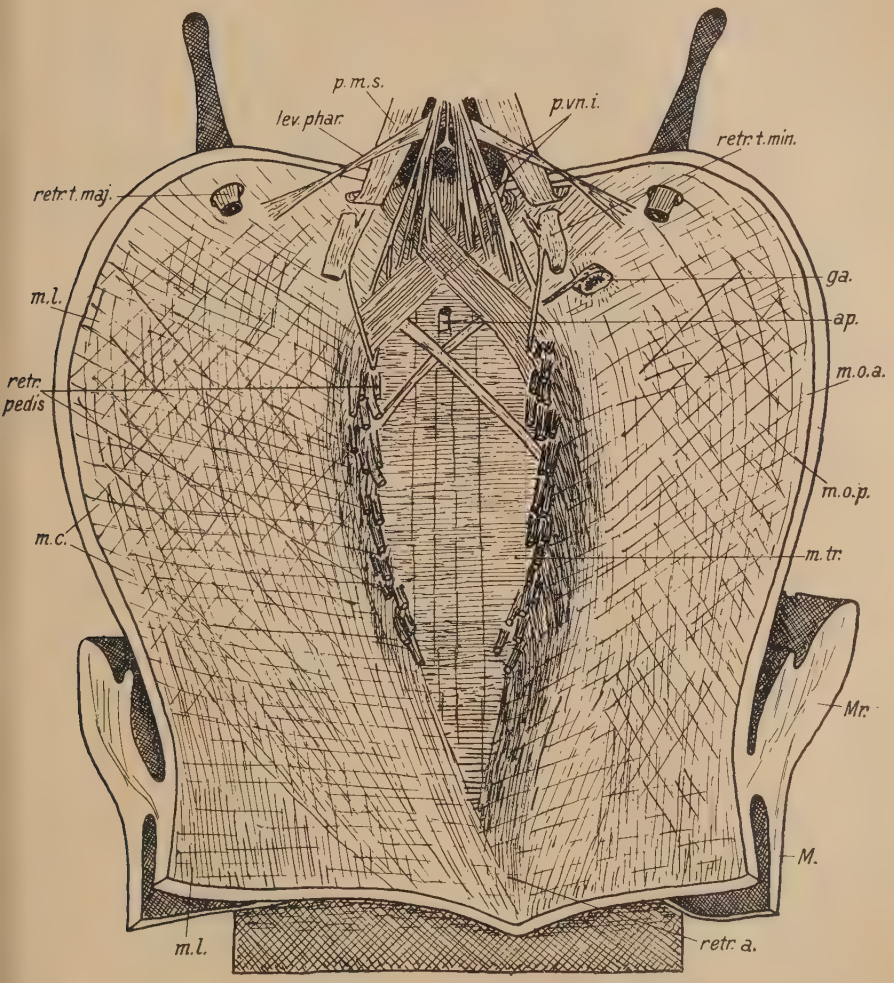
Sie verlaufen in der Transversalebene in den seitlichen und dorsalen Körperwänden und bilden so einen Halbkreis, da sie ventral nicht in die Musculi transversales übergehen, sondern in den Fuß eindringen.

e) Musculi obliqui.

Diese verlaufen in den Körperwänden als diagonale Fasersysteme, die sich mit den Längsfasern unter einem Winkel von 45° schneiden und

selbst aufeinander senkrecht stehen. Man kann Musculi obliqui anteriores, die caudal-ventral—oral-dorsal ziehen, und Musculi obliqui posteriores, die oral-ventral—caudal-dorsal verlaufen, unterscheiden.

Fig. 277.



Helix pomatia. Körper durch Medianschnitt geöffnet, die lateralen Wände der Körperhöhle zur Seite geschlagen, der Pharynx oralwärts herausgeklappt. *a.p.* Arteria pedalis; *ga.* Geschlechtsatrium; *lev.phar.* M. levator pharyngis; *M.* Mantel; *m.c.* M. circulares; *m.l.* M. longitudinales; *m.o.a.* M. obliqui anteriores; *m.o.p.* M. obliqui posteriores; *Mr.* Mantelrand; *m.tr.* M. transversales; *oe.* Oesophagus; *pa.i.* M. papillaris inferior; *p.dr.l.* M. protractor dorsalis lateralis; *p.vn.i.* M. protractores ventrales inferiores; *p.vn.s.* M. protractor ventralis superior; *retr.a.* M. retractor anterior; *retr.pedis* M. retractor pedis; *retr.phar.* M. retractor pharyngis; *retr.t.maj.* M. retractor tentaculi majoris; *retr.t.min.* M. retractor tentaculi minoris. Nach Trappmann.

Alle Systeme bilden ein mehr oder weniger dichtes Flechtwerk und es läßt sich nur ganz allgemein sagen, daß die Musculi circulares die äußeren, die Musculi longitudinales, besonders der Musculus retractor anterior, die inneren Partien der Wandung einnehmen.

2. Die Muskulatur des Fußes.

Hier lassen sich im ganzen neun Systeme unterscheiden, die, wie folgt, kurz angegeben sein mögen:

a) Musculi transversales (Fig. 278a).

Die am weitesten dorsal gelegenen können der Körperwand zugerechnet werden und wurden dort bereits erwähnt. Ventralwärts werden sie weniger dicht und bilden erst wieder unmittelbar über dem Sohlenepithel eine kräftige Lage.

b) Musculi circulares (Fig. 278a).

Wie schon erwähnt, dringen die Fasern des in der Körperwand zu einem Halbkreis geschlossenen Systems ventral in den Fuß, wo sie divergieren, innen sich zum Teil überkreuzen und an der Fußsohle inserieren.

c) Musculi longitudinales (Fig. 278c)

verlaufen in einer deutlichen Lage oberhalb der ventralen Schicht der Musculi transversales in der Längsrichtung des Körpers.

d) Musculus retractor.

Er stellt das stärkste und für die beschalten Schnecken wichtigste System im Fuß dar. Nach dem Verlauf der einzelnen Fasergruppen wird er in den Musculus retractor internus und Musculus retractor externus, ersterer weiter in dem Musculus retractor anterior und Musculus retractor posterior geteilt. Für den Verlauf innerhalb der Körperhöhle vgl. unten S. 818.

α) Musculus retractor externus.

Als solcher verläuft er in der Leibeshöhle, gibt aber dort zahlreiche Äste als Musculi retractores pedis ab, die dann in den Fuß eintreten. Dort teilen sich diese in viele zarte Fasern, die ihrerseits divergierend lateral-ventralwärts hinabsteigen und an den Seitenwänden des Fußes über den Fußkanten inserieren.

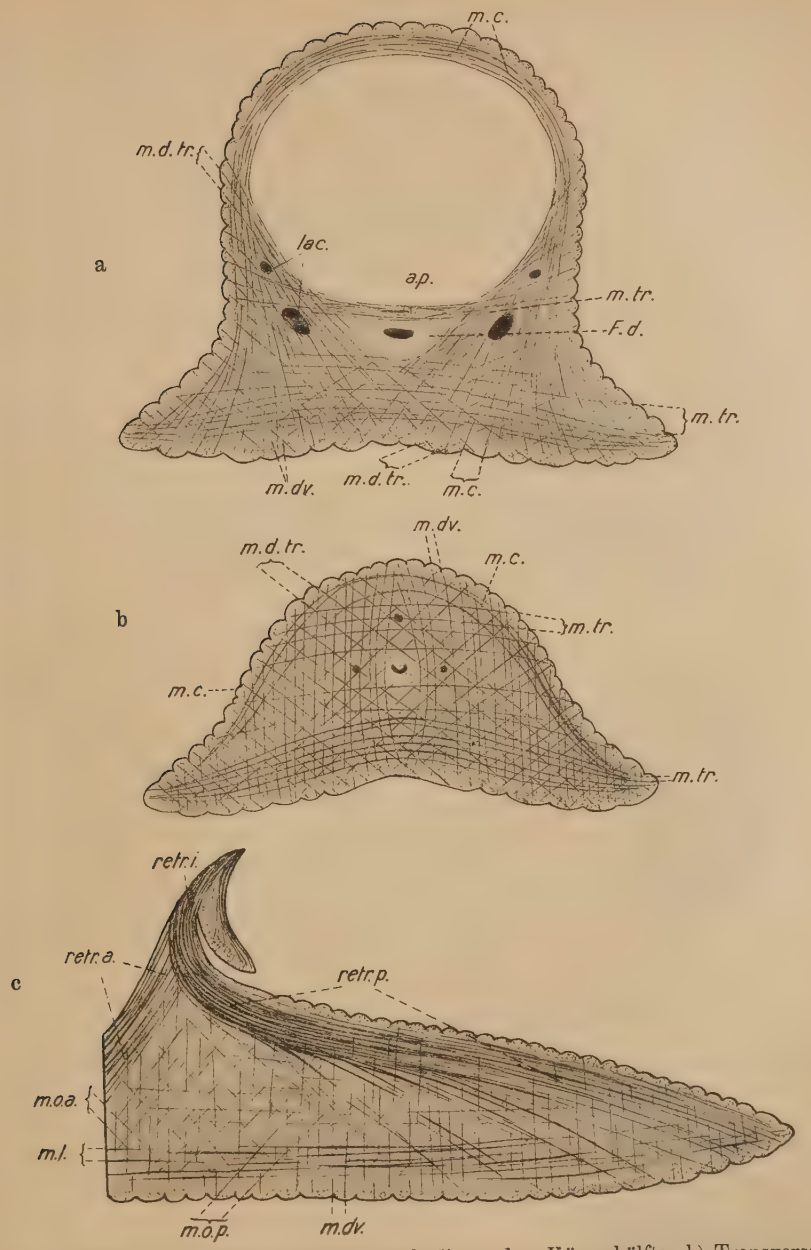
β) Musculus retractor anterior.

Der Verlauf der Hauptmenge seiner Fasern ist schon oben erwähnt. Von ihr strahlen Fasern in den Fuß aus, die dort zum Teil medianoralwärts verlaufen bis zum Ansatz an die Fußsohle, zum Teil lateralwärts nach den Fußkanten ziehen.

γ) Musculus retractor posterior (Fig. 278c).

Er zieht als kräftige Lage an der dorsalen Wand des Schwanzes nach hinten, wo er sich fächerförmig aufspaltet und an den Fußkanten inseriert.

Fig. 278.



Helix pomatia. a) Transversalschnitt durch die vordere Körperhälfte; b) Transversalschnitt durch den Schwanz; c) fast medianer Sagitalschnitt durch den Fuß. — Bezeichnungen wie in Fig. 277, dazu noch: *F.d.* Fußdrüse; *lac.* Blutlacunen; *m.d.tr.* M. diagonales transversales; *m.dv.* M. dorsoventrales; *retr.i.* M. retractor internus; *retr.p.* M. retractor posterior. Nach Trappmann.

e) Musculi diagonales frontales

verlaufen in der Frontalebene des Fußes diagonal aufeinander senkrecht stehend und bilden mit der Transversalebene einen Winkel von annähernd 45°.

f) Musculi diagonales transversales (Fig. 278a).

Wieder diagonal verlaufende Fasern, die aber jetzt in der Transversalebene liegen. Sie ziehen von der Schale schräg nach außen-oben und kreuzen sich im vorderen Fußabschnitt unterhalb der Fußdrüse.

g) Musculi dorsoventrales (Fig. 278c),

die zwischen Sohle und Dorsalwand des Fußes als sehr feine Fasern verlaufen.

h) Musculi obliqui (Fig. 278c),

die schon bei der Körperwand erwähnten Systeme diagonaler Muskeln, die in den Fußwänden wiederkehren.

3. Muskulatur des Mantels und Eingeweidesackes.

Die Muskulatur dieser Körperteile ist sehr fein und zart. Am Mantel ist eine äußere quer zur Längsachse des Tieres verlaufende Schicht, die zum Ringmuskelsystem zu rechnen ist, da sie in die Musculi circulares übergeht, und eine innere, lockere Längsmuskelschicht zu unterscheiden. Letztere strahlt auch in den Mantelwulst ein, wo sie sich auffasert. In der Wandung des Eingeweidesackes finden wir wieder die Ring- (außen) und Längsmuskulatur (innen). Da aber hier zu der spiraligen Aufrollung des Eingeweidesackes noch eine allmähliche Drehung um seine Achse hinzukommt, werden beide Muskelsysteme aus ihrer anfänglichen Lage gebracht, so daß schließlich ein Netzwerk diagonal sich kreuzender Fasern entsteht (Fig. 279).

Fig. 279.

Helix pomatia. Die Muskulatur des Eingeweidesackes. *m.c.* M. circulares; *m.l.* M. longitudinales. Nach Trappmann.

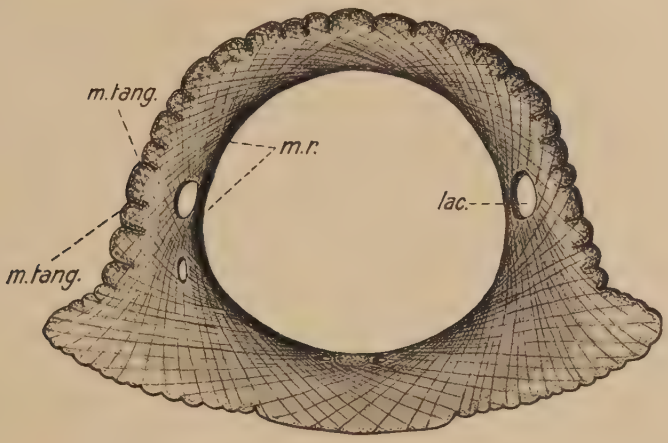
Das Diaphragma endlich besteht aus drei Schichten: zwei Längsmuskelschichten, die eine Schicht quer verlaufender Fasern zwischen sich einschließen. Von der oberen Längsmuskelschicht löst sich der Penisretraktor ab, der nach Durchbrechung der unteren Schichten in die Leibeshöhle tritt.

4. Die Muskulatur der Nacktschnecken.

Zu Vergleichszwecken untersuchte Trappmann auch *Arion empiricorum*. Er macht allerdings darüber keine genaueren Angaben und hebt nur als bedeutenden Unterschied gegenüber *Helix* hervor, daß innen eine

starke Ringmuskelschicht die Körperhöhle umschließt. Von diesem Ring strahlen in der Transversalebene Fasern aus, die am Körperepithel und der Fußsohle ansetzen. Die Fasern verlassen nach beiden Seiten wie Tangenten den Ring (Musculi tangentiales), schneiden sich also und bilden ein enges Netzwerk (Fig. 280).

Fig. 280.



Arion empiricorum. Transversalschnitt. *lac.* Lacunen; *m.r.* Muskelring; *m.tang.* M. tangentiales. Nach Trappmann.

Bei Vaginuliden habe ich die Verhältnisse auch aufzuklären versucht, ohne allerdings die Untersuchung so weit treiben zu können wie Trappmann. Den starken, die Leibeshöhle umschließenden Muskelring fand ich ebenso. Außer den Musculi tangentiales (von mir als „Musculi circulares laterales“ und zum Teil als „Musculi diagonales transversales superiores“ bezeichnet) treten noch Längsmuskeln auf. Als Musculi diagonales transversales superiores bzw. inferiores beschrieb ich Faserzüge, die vom Notum bzw. Hyponotum, dann bogenförmig, nach unten in den Fuß einstrahlen. Im Fuß treten hierzu noch die Musculi transversales. Das in den Soleolae zunächst fast vertikal liegende Muskelbündel lockert sich weiter dorsal mehr und mehr, und die Hauptmenge seiner Fasern biegt in das Längsmuskelsystem des Fußes ein. Ein kleiner Teil aber steht in direktem Zusammenhang mit den eben erwähnten Musculi diagonales transversales superiores bzw. inferiores.

2. Histologisches (S. 166).

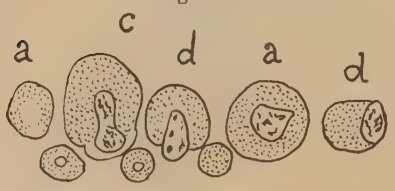
Zuletzt behandelt Plenk (2457, 2458 und besonders 2459) am genauesten den feineren Bau der Muskelfasern, während sich etwas früher Merton (2428, 2429) im wesentlichen nur mit der Quer- und „Spiralstreifung“ der Fasern beschäftigt. Wir dürfen also hier Plenk folgen.

a) Die glatten Muskelfasern.

Mit Ausnahme der Muskeln des Herzens und des Kauapparates sind alle übrigen glatt. Für die Fühlerretraktoren gab Gegenbaur (1175) eine Querstreifung an, doch ist bereits von Huguenin (2359a) und neuerdings von Merton (2428) eine solche abgelehnt worden. Im Pharynxretraktor von *Buliminus* hat Beck (2198) und am gleichen Muskel bei Vitrinen Eckardt (2288) eine teilweise Querstreifung beobachtet, die sie aber mit Merton (2428) als eine vorübergehend als Produkt der Tätigkeit des Muskels bestehende auffassen, die in der Ruhe normalerweise wieder verschwindet. Ich bin eher geneigt, in diesen beiden Fällen eine Wirkung des Fixierungsmittels anzunehmen. Nach Plenk besteht der Pharynxretraktor stets aus glatten Fasern.

Die Gesamtform der Faser erscheint spindelig oder bandförmig, doch dürfte letzteres als Artefakt zu betrachten sein. Verzweigte Faserenden mit sehr feiner Aufsplitterung finden sich häufig an den gegen das Epithel zulaufenden Fasern. — Eine kontraktile, fibrillär gebaute Rinde umschließt eine Marksubstanz, in der der Kern liegt (Fig. 281 a). Eckardt gibt bei *Vitrina* an, das sich gestreckte, längliche Kerne außen an die „elastischen Schläuche" legen, deren plasmatische Zone sich teilweise in das Innere verlagert. Ähnliches gibt Schumann (2485) von *Gadinia* an, wo nur bei den Pharynxmuskeln und dem Pharynxretraktor der Kern zentral liege. Andererseits fand Wille (2540) bei *Stenogyra* und Beck (2198) bei *Buliminus* öfter die Kerne nicht, wie gewöhnlich, zentral, sondern mehr oder weniger seitlich und außerhalb der Fibrillenmasse (Fig. 281 c, d). In Übereinstimmung mit Merton (2429) kommt Plenk zu dem Ergebnis, daß in den kleinen Muskelfasern der Haut, des Darmes und der Geschlechtsorgane der Kern immer oberflächlich der Faser anliege (Fig. 281 d), während er in den größeren Muskelfasern, besonders in den Retraktoren bald zentral bei ringförmig geschlossener Rinde, bald oberflächlich zu finden sei. Es spricht indessen vieles dafür, daß letztere Lage in allen Fällen — bei den kleinen Muskelfasern allerdings weniger sicher — eine durch die Fixierungsmittel bedingte ist, und so hält Plenk die rings geschlossene Rinde mit zentralem Kern für das Normale.

Fig. 281.



Buliminus detritus. Querschnitte durch glatte Muskelfasern mit wechselnder Lage des Kernes. — Vergr. 920. Nach Plenk.

Eine Fibrillenstruktur kommt allen glatten Fasern zu, und wo sie zu fehlen scheint, ist dies auf das oft fast homogene, stark lichtbrechende Aussehen kontrahierter Fasern zurückzuführen. Ein häufig zu beobachtender welliger Verlauf der Muskelfasern vermag, besonders im Verein

mit in allen möglichen Formen auftretenden Verdichtungsknoten, leicht eine Querstreifung vorzutäuschen.

Die Hüllen der glatten Muskelfasern bestehen aus typischen Bindegewebsmembranellen.

b) Die quergestreiften Muskelfasern.

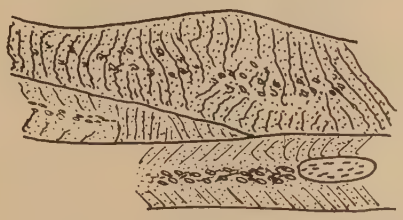
Quergestreifte Muskeln finden sich im Herzen und am Kauapparat, und zwar nur dort, aber dann bei allen Fasern. Der Pharynxretraktor, obwohl nach Simroths Darstellung (S. 490) für den Kauakt wichtig, also eigentlich zum Kauapparat gehörig, besitzt, wie schon erwähnt, stets nur glatte Fasern. Wenn auch die mit quergestreiften Fasern ausgestatteten Organe erst später behandelt werden, so mag ihre histologische Struktur gleich hier Berücksichtigung finden.

Die quergestreiften Muskelfasern sind, mit Ausnahme der Herzmuskelfasern, überwiegend unverzweigt. Plenk beobachtete Verzweigung nur bei Einstrahlen in ein Epithel und besonders in das blasig-zellige Stützgewebe des Radulaträgers. Meist laufen die Faserenden spitz zu. Die Zusammensetzung der Faser aus kontraktiler, fibrillär gebauter Rinde mit zentralem Mark ist hier infolge relativ geringerer Dicke der Rinde

Fig. 282.

Querschnitte quergestreifter Muskelfasern. a) *Buliminus detritus*, mit zentralem Kern; b) *Helix nemoralis*, mit oberflächlichem Kern. — Vergr. 920. Nach Plenk.

Fig. 283.



Buliminus detritus. Fasern mit Quer- und Schrägstreifen. — Vergr. 920. Nach Plenk.

noch auffälliger als bei den glatten Fasern. Auch hier dürfte die zentrale Lage des Kernes die normale sein (Fig. 282 a), wenn Plenk auch öfters den Kern in einer seitlich anliegenden Sarkoplasmamasse fand (Fig. 282 b). Neben Fasern mit einfacher Querstreifung (C-Streifen) kommen solche mit Q-Streifen und Z-Streifen vor. In gewissen Funktionsstadien erscheinen die Fibrillen völlig homogen, und Plenk glaubt darin den morphologischen Ausdruck einer tonischen Einstellung normaler, quergestreifter Muskeln sehen zu können. Niemals gibt es Übergänge zwischen glatten und quergestreiften Muskeln.

Auch diesen Fasern schreibt Plenk eine Hülle aus Bindegewebsmembranellen zu und kein eigentliches Sarkolemm im Sinne einer Zellmembran.

c) Die „schräggestreiften" Muskelfasern.

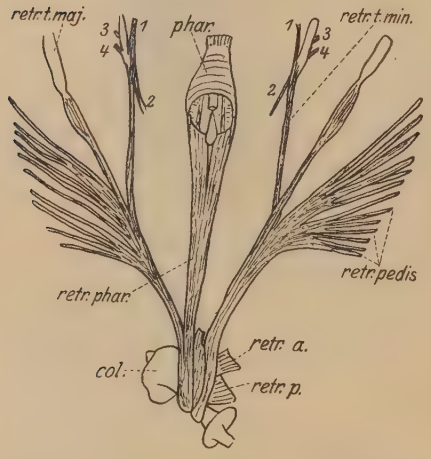
Plenk kommt nach kritischer Prüfung der älteren Angaben und auf Grund seiner eigenen Untersuchungen zu dem Schluß, daß das mannigfaltige Auftreten von Schräg- und Spiralstreifung (Fig. 283) nicht durch eine der Faser im Leben zukommende besondere Struktur, sondern durch Verziehung der Querstreifung und Verdrehung der Muskelfasern zu erklären ist.

4. Der Spindelmuskel oder Columellaris (S. 167).

a) Der Columellaris der Gehäuseschnecken (S. 167).

Trappmanns Untersuchung (2525) des Columellarmuskels von *Helix pomatia* fügt sich im wesentlichen dem bisher bekannten ein. Bald nach Verlassen der letzten Columellawindung spaltet sich der Muskel in zwei ungleiche Arme (Fig. 284). Der rechte ist der schwächere und teilt sich wieder in drei Fasermassen, die die beiden rechten Tentakel (Retractor tentaculi majoris, minoris) und die rechte vordere Fußhälfte (Retractor pedis) versorgen. Das Band des Ommatophorenretraktors gestaltet sich vorn zu einer Röhre um, in deren Lumen der große Tentakelnerv verläuft. Bevor der Retraktor des kleinen Tentakels in diesen eintritt, spalten sich vier feine Muskelbündel ab (Fig. 284, 1—4): 1. zur Medianlinie, wo es an der Kopfwand inseriert; 2. kaudalwärts nach dem Fuß; 3. und 4. zwei kurze, oralwärts zur Kopfwand laufende Bündel.

Fig. 284.



Helix pomatia. Columellaris (M. retr. externus). Schematisiert. *col.* Columella; *phar.* Pharynx; *retr.a.* Retractor anterior; *retr.p.* Retractor posterior; *retr.pedis* Fußretraktor; *retr.phar.* Pharynxretraktor; *retr.t.maj. (min.)* Retraktor des großen (kleinen) Tentakels; *1—4* vom kleinen Tentakelretraktor abgehende Ästchen. Nach Trappmann.

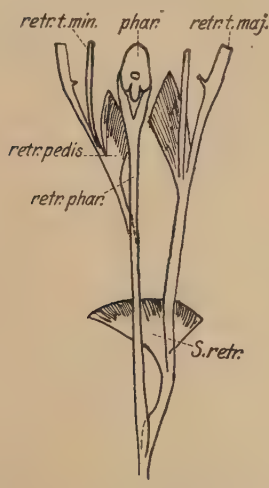
Der stärkere linke Retraktorarm gibt zunächst den Pharynxretraktor ab und verhält sich dann genau wie der rechte Retraktor. Die Insertionspunkte des Retractor pedis liegen in zwei zur Mediane parallelen Linien (Fig. 277). Der Pharynxretraktor spaltet sich im vorderen Drittel in zwei breite Bänder, zieht durch den Schlundring und setzt an den beiden Knorpelnähten des Pharynx an.

Zu diesem ganzen, als Musculus retractor externus bezeichneten System kommt ein zweites, der Musculus retractor internus, der auch von

der Columella ausgeht, aber im Gegensatz zum Externus im Gewebe der Körperwände und des Fußes bleibt. Seine Teilung in Retractor anterior und posterior ist bereits oben (S. 812) erwähnt.

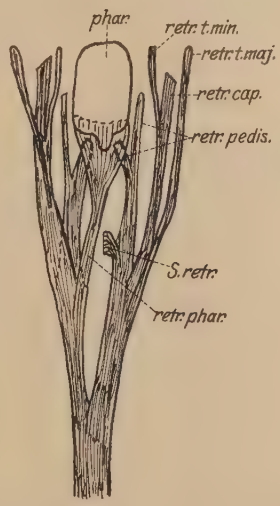
Bei *Buliminus* zweigt sich nach Beck (2198) ein kräftiger Schwanzretraktor erst vom rechten Arm des Columellaris ab (Fig. 285). Ob ein Retractor internus ganz fehlt, bleibt ungewiß.

Fig. 285.



Buliminus spec. Columellarmuskel. Bezeichnungen wie in Fig. 284, dazu: *S.retr.* Retraktor des Schwanzes. Nach Beck.

Fig. 286.



Stenogyra decollata. Columellarmuskel. Bezeichnungen wie in Fig. 284 und 285, dazu: *retr.cap.* Kopfretraktor. Nach Wille.

Obwohl im Prinzip ganz gleich, ist die Anordnung der einzelnen Teile des Columellaris bei *Stenogyra* nach Wille (2540) eigenartig genug (Fig. 286). Vom linken Retraktorast gehen ab von hinten beginnend:

1. der Pharynxretraktor,
2. ein Retractor pedis, der mit zwei Ästen unter dem Schlundring und dem Pharynx in den Fuß eintritt,
3. der Retractor tentaculi majoris,
4. der Retractor tentaculi minoris,
5. der Rest als noch relativ breites Band geht zur Kopfhaut zwischen beiden Tentakeln.

Vom rechten Ast gehen in gleicher Ordnung ab:

1. der Retractor tentaculi majoris,
2. der Retractor pedis, der kurz nach der Trennung
3. den Schwanzretraktor abgibt; die Trennung in
4. den Retractor tentaculi minoris und
5. den Kopfhautretraktor erfolgt erst kurz vor der Insertion.

Die Angaben Häckels (2338) über den Columellaris der *Chilina* lassen kein klares Bild gewinnen. Der Muskel entspringt an der letzten Windung der Columella. Der linke Teil umgreift die Columella mit einem dreieckigen Stück, gibt dann den linken Pharynxretraktor ab, von dem wieder der linke Retraktor des Schlundringes abgeht, der sich an die hintere Seite des Cerebralganglions anheftet und inseriert an der oralen Kopfwand. Der rechte Teil ist vorn schwächer und soll zum Teil als vorderer Penisretraktor erscheinen. Median an der hinteren Kante der Kopfhöhle zweigt sich der rechte Pharynxretraktor und von diesem der rechte Retraktor des Schlundringes ab. Der dorsale hintere Teil des rechten Columellaris geht in das Diaphragma über, dessen dorsale Schicht er bilden soll. Es bleibt ungewiß, in welcher Weise man diese Teile mit denen einer *Helix* zum Beispiel vergleichen soll. Eine erneute Untersuchung wäre hier sehr wünschenswert.

b) Der Columellaris bei oxygnathen Nacktschnecken und „Testacelliden" (S. 170).

Watsons Untersuchungen an *Apera* (2535) bringen nichts wesentlich Neues. *Apera gibbonsi* und *parva* zeigen einen vielfach gespaltenen, radial ausstrahlenden Pharynxretraktor, ähnlich wie ihn *Selenochlamys* (Fig. 50F, S. 171) besitzt. Bei den übrigen Aperiden ist es ein langer, schmaler Muskel, der vom Boden der Leibeshöhle etwas rechts der Mediane entspringt und sich kurz vor der Insertion am Pharynx einfach gabelt. Die Tentakelretraktoren sind kurz und entspringen etwa am Ende des vordersten Viertels der Leibeshöhle von den seitlichen ventralen Körperwänden.

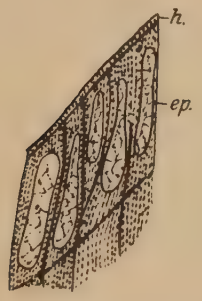
8. Histologische Verbindung des Columellaris mit der Spindel (S. 178).

Röchling (2469) hat neuerdings die Insertion des Columellaris bei *Helix pomatia* untersucht. Der Ansatz wird einmal durch reichliches Bindegewebe vermittelt, das als interfasciculäres Bindegewebe die glatten Muskelfasern umhüllt und als blasiges Gewebe die Muskelbänder umgibt, dann durch eine Schicht hoher Zylinderzellen, eine Fortsetzung des Mantelepithels, d. h. das Mantelepithel selbst. In diesen Zellen verlaufen „epitheliale" Fibrillen, die direkt mit den an das Epithel herantretenden Muskelfibrillen in Verbindung stehen können. Schließlich folgt nach außen noch eine membranartige „helle Schicht" (= „homogene Membran" älterer Autoren), die von den Ausläufern der epithelialen Fibrillen durchsetzt wird (Fig. 287).

Auch Wille (2540) hat bei *Stenogyra* die Anheftung untersucht, die allein durch das an dieser Stelle besonders reichlich entwickelte Bindegewebe vermittelt werden soll. Das sonst plattenförmige Epithel des Eingeweidesackes ist über dem Columellaris höher, mehr zylindrisch und entbehrt einer Basalmembran. Zwischen die Zellen drängen sich Binde-

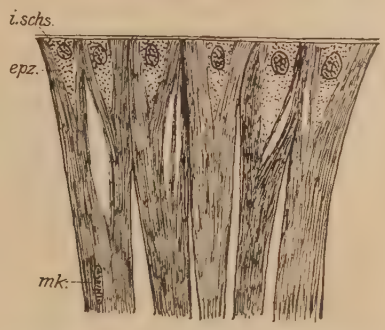
gewebselemente. Die Muskelfasern treten nicht in das Epithel ein oder gar bis an die Schale selbst heran. Eine „homogene Membran“ konnte er nicht finden und glaubt deshalb, Paravicini (1125), der eine solche beschrieb, habe das nach der Entkalkung allein übrig bleibende Periostracum fälschlich als eine dem Epithel zugehörige Membran gedeutet. Nach den Untersuchungen von Röchling kann eine solche Vermutung nicht mehr bestehen; aber auch sonst scheint Wille die Verhältnisse nicht klar genug durchschaut zu haben, und ich möchte vermuten, daß auch bei *Stenogyra* die Anheftung des Columellaris an die Schale nicht anders ist als bei *Helix*.

Fig. 287.



Helix pomatia. Ansatzepithel des Columellaris. *ep.* Epithel; *h.* helle Schicht. — Vergr. 672. Nach Röchling.

Fig. 288.



Gadinia garnoti. Schema des histologischen Baues der Haftstelle des Adduktors. *epz.* Epithelzelle; *i.schs.* innerste organische Schalenschicht; *mk.* Muskelkern. Nach Schumann.

Für *Gadinia* endlich macht Schumann (2485) einige Angaben. Die Muskelfasern treten bis an das Epithel heran, das hier aber nicht aus höheren Zellen besteht, durchbrechen die Basalmembran, umfassen dann, pinselförmig ausstrahlend, die Epithelzellen und heften sich an eine der innersten Schalenschicht zugehörige organische Lamelle (Fig. 288); ob letztere der hellen Schicht bei *Helix* gleichzusetzen ist, wird nicht ganz klar.

f) Der Mantel und die Schalenbildung (S. 178).

4. Schale der Gehäuseschnecken (S. 184).

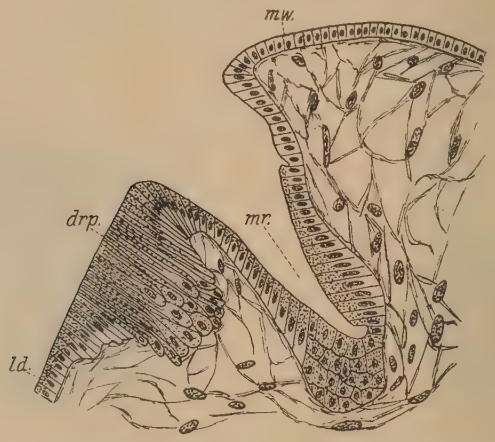
a) Das schalenbildende Epithel (S. 184).

Helix pomatia.

Eine genaue Darstellung der Drüsenlagerung bei *Helix pomatia* (Fig. 289) lieferte neuerdings Burkhardt (2239). Das Epithel beider Ränder der Mantelfurche nimmt nach dem Grunde hin an Höhe zu, um dort in einen Komplex von in mehreren Schichten hintereinander liegenden Drüsenzellen überzugehen. Hinter der Umbiegung des hinteren Randes

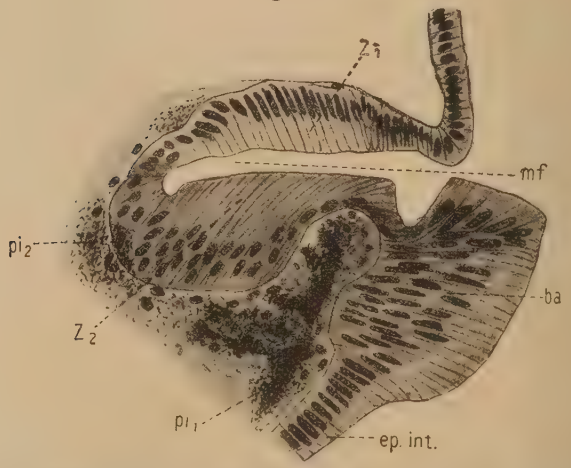
der Mantelfurche nehmen die Epithelzellen ziemlich unvermittelt an Größe beträchtlich zu und senken sich tief in das Bindegewebe ein. Das „Drüsenpolster" ragt also nicht, wie meist, über die Oberfläche hervor. Nach dem Eingeweidesack zu nimmt die Höhe der Drüsenzellen bald wieder stark ab. Bei erwachsenen Tieren verschwinden sämtliche Drüsen sowohl am Polster wie in der Furche vollkommen.

Fig. 289.



Helix pomatia. Sagittalschnitt durch den Mantel. *drp.* Drüsenpolster; *ld.* Lungendach; *mr.* Mantelrinne (Furche); *mw.* Mantelwulst. — Vergr. 200. Nach Burkhardt.

Fig. 290.



Helix pisana. Schnitt durch den Mantelrand. *ba.* Bandelette; *ep.int.* Epithel des Intestinalsackes; *mf.* Mantelfurche; *pi.* Pigment; $Z_{1,2}$ Zonen des Epithels der Mantelfurche. Nach Matthes.

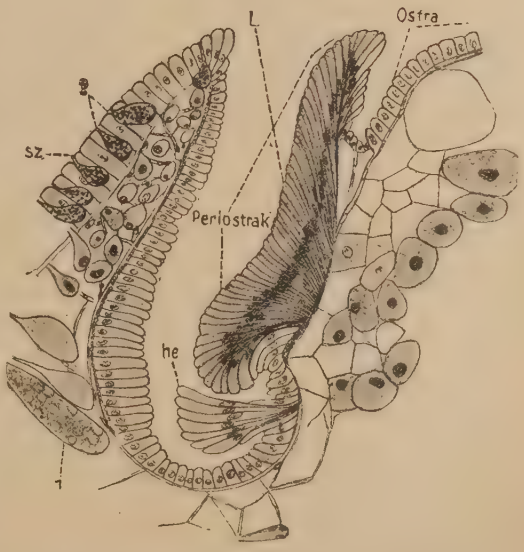
Helix pisana.

Bei *Helix pisana* beschreibt Matthes (2423) die Mantelrinne etwas abweichend von der bisher untersuchter *Helix*-Arten. Die Mantelfurche wird vorn durch eine Drüsenzone begrenzt (Fig. 290), die aus langen, zylindrischen Zellen mit basalen Kernen und hellem, gekörneltem Plasma besteht. Dies Epithel geht am Grunde in ein unregelmäßiges über, bereits vom Charakter der hinteren Zone, deren Zellen ebenfalls hoch zylindrisch sind, aber einen chemisch andersartig reagierenden Inhalt zeigen. Über beiden Zonen fand sich erstarrtes Sekret. Da nun das Periostracum als zweischichtig gefunden wurde, nimmt Matthes wohl mit Recht beide Drüsenzonen als Bildungsstätten dieses Schalenteiles an. Das dann folgende Drüsenpolster (Bandelette) ist wie gewöhnlich aus stark verlängerten, schmalen Zellen aufgebaut.

Vitrina pellucida.

Prinzipiell der gleiche Bau kommt nach Eckardt (2288) auch den Vitrinen zu, wenn auch seine Deutungen merkwürdig sind. Das Epithel der Mantelfurche wird kurz nach der Umbiegung am Grunde auffallend hoch und ragt büschelartig über das umgebende Epithel hervor (Fig. 291). Ihm folgt dann ein ebenfalls beiderseitig scharf abgesetztes Polster hochzylindrischer Zellen, die dann rasch in ein etwa kubisches Epithel übergehen. Dies letztere soll die Bildungsstelle des Ostracums sein, und das Drüsenpolster die des Periostracums. Für das „Zellbüschel" wird keine Funktion angenommen. Diese Deutung wird damit begründet, daß das Periostracum als „schmiegsame Konchyolinhaut" zwar in die Mantelrinne einbiegen könne, nicht aber eine Kalkschicht. Es erübrigt sich, auf diese Deutung näher einzugehen, da sie von gänzlich unklaren und zum Teil irrigen Vorstellungen über Schalenbildung und -wachstum als Voraussetzung ausgeht. Das etwa dreieckige Drüsenpolster dürfte die Bandelette sein, also das Ostracum liefern, und dem schmalen Komplex der hohen

Fig. 291.



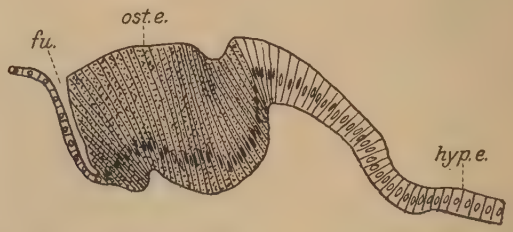
Vitrina pellucida. Transversalschnitt durch die Mantelrinne. *he* hohes Epithel. Nach Eckardt.

Zellen kann man wohl die Bildung des Periostracums zuschreiben. Eine genauere Nachprüfung bleibt trotzdem erwünscht.

Buliminus obscurus.

Abweichender scheinen nach Beck (2198) die Verhältnisse bei *Buliminus* zu liegen, obwohl der Grundplan der gleiche ist. Die Mantelfurche wird durch das enorm entwickelte Drüsenpolster stark zurückgedrängt (Fig. 292), dessen vorderer Teil aus braun gefärbten, dessen hinterer Ab-

Fig. 292.



Buliminus obscurus. Schnitt durch das Mantelepithel. *fu.* Mantelfurche; *hyp.e.* Hypostracumepithel; *ost.e.* Ostracumepithel. — Vergr. 225. Nach Beck.

schnitt aus hellen und etwas niedrigeren Zellen gebildet wird. Die Braunfärbung der Zellen beruht wohl auf Anwesenheit von Pigment, und wenn Beck hier die pigmentführende obere Ostracumschicht sich bilden läßt, so kann man dem nur zustimmen.

Gadinia peruviana.

Auch hier ist nach Schumann (2485) der Grundplan gewahrt, wenn auch stark abgeändert. Kurz hinter der äußersten Kante des Mantelrandes werden die Epithelzellen schmäler und höher und distal von einer Cuticula bedeckt, die, soviel ich sehe, wohl nach der Loslösung das Periostracum darstellen soll. Dann folgt bis zur Insertionsstelle des Columellaris an die Schale ein etwas niedrigeres Epithel, das als Ostracumepithel bezeichnet wird. Hinter dem Muskel breitet sich dann das Plattenepithel des Eingeweidesackes, das sogenannte „Hypostracumepithel", aus. Die abweichende Gestaltung wird durch die stark abgeänderte, napfförmige Schale wohl genügend begründet.

b) Das Pigment der Schale (S. 186).

Bei *Helix pisana* fand Matthes (2423) unter der Bandelette im Bindegewebe starke Pigmentanhäufungen. Wenn er auch an dieser Stelle einen Übertritt des Pigmentes in die Haut nicht direkt feststellte, so darf doch wohl als sicher gelten, daß die Zellen des Polsters zugleich mit dem Kalk auch das Pigment für die äußersten Lagen des Ostracums ausscheiden. Zum wenigsten für diese Form braucht man also keine besondere pigmentführende Zone zu fordern oder zu suchen.

Eine zweite Pigmentanhäufung fand dann Matthes auch unter dem Epithel der hinteren Drüsenzone der Mantelfurche. Hier aber war das Pigment bereits zum Teil in die Epithelzellen übergetreten, von wo aus es zweifellos in die untere dunklere Schicht des hier zweischichtigen Periostracums gelangt.

c) Bau und Bildung der Schale der Gehäuseschnecken (S. 187).

Die neueren Arbeiten, soweit sie den Schalenbau genauer berücksichtigen, fußen alle auf Biedermanns Untersuchungen (2207) und dessen neuerer kritischer Zusammenstellung (2208) und bestätigen alle prinzipiell dessen Befunde. Verschiedenheiten betreffen nur die Zahl der verschiedenen Schichten, wie wir es im einzelnen sogleich kennen lernen wollen, wobei Flössners Arbeiten (2300, 2303) über *Helix pomatia* in erster Linie zu berücksichtigen sind.

Das Periostracum (S. 188).

Bei *Stenogyra* (Wille, 2540) und *Buliminus* (Beck, 2198) wird das Periostracum, wie bisher allgemein, als dünne homogene Schicht aus organischer Substanz angegeben. Dagegen fand Matthes (2423) bei *Helix pisana* eine deutliche Zweischichtigkeit, und zwar ist die äußere Schicht hellgelb, die innere gelbbraun. Bei einem Stück folgte dieser zweiten Lage sogar noch eine dritte, ebenfalls hellgelbe Schicht. Alle zwei (bzw. drei) Lagen sind strukturlos. Auf die wahrscheinlich durch Pigment bedingte Dunkelung der zweiten Periostracumlage wurde schon oben hingewiesen. Bei *Helix pomatia* endlich beobachtete Flössner vier organische Lagen, die verschieden dick und verschieden gefärbt sind, gelblich bis dunkelbraun. Genauere Angaben, besonders, ob verschieden pigmentierte Zellkomplexe der Bildungszellen des Periostracums diesen verschiedenen Lagen entsprechen, macht Flössner nicht, und Burkhardts Beschreibung (2239) der Mantelfurche gibt auch keinen Aufschluß.

Die Kalkschichten (S. 189).

Auf die Struktur der vier Schichten bei *Helix pomatia*, von denen zwei Außenschichten (= Biedermanns Stalaktitenschichten) dem Ostracum, zwei Innenschichten (= Biedermanns Bänder- oder Blätterschichten) dem Hypostracum entsprechen würden, geht Flössner genau ein. Er bestätigt die für diese Art von Biedermann geäußerten Vermutungen, daß der Bau der gleiche sei wie bei allen Gastropoden (Fig. 293). Jede Schicht setzt sich aus Platten zusammen, und zwar laufen die Platten der äußersten Schicht senkrecht, die der zweiten Schicht parallel zu den Anwachsstreifen, die folgenden Schichten immer wieder senkrecht zur vorausgehenden. Die Platten bestehen aus Balken, die ihrerseits aus Stäbchen zusammengesetzt und unter einem gewissen

Winkel geneigt sind. In zwei benachbarten Platten der Außenschichten kreuzen sich die Balken fast rechtwinklig, in denen der Innenschichten mehr spitzwinklig. Die Platten liegen nicht streng einander parallel, sondern sind mehr oder weniger ineinander gekeilt. Die einzelnen Schichten

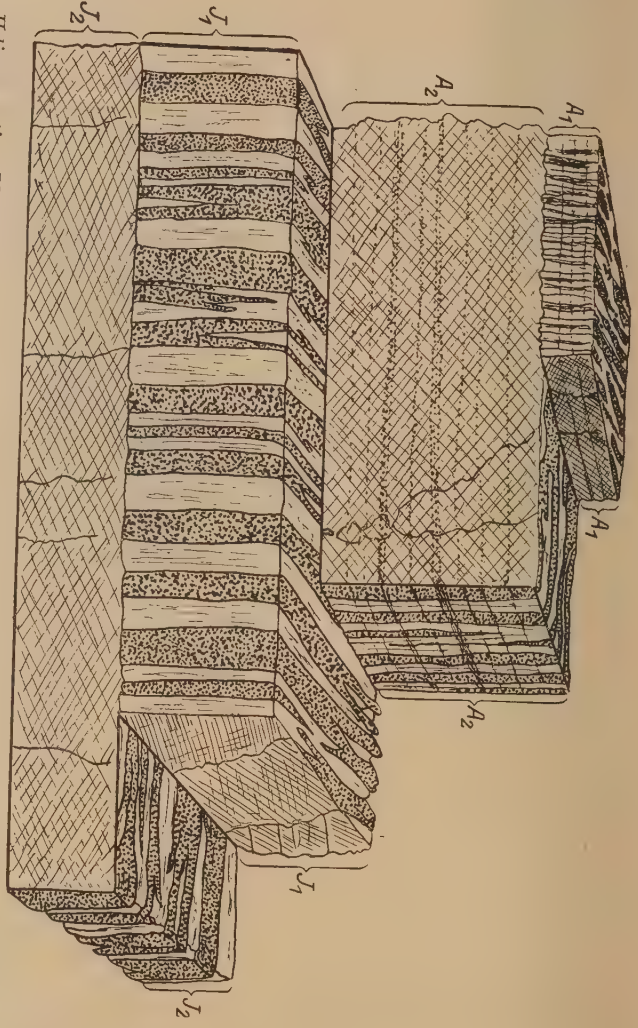


Fig. 293.

Helix pomatia. Idealausschnitt aus der letzten Windung der Schale, aus sämtlichen Strukturbildern kombiniert. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; J_1 erste, J_2 zweite Innenschicht. Nach Flössner.

sind zum Teil gegeneinander verzahnt. Die zweite (innere) Innenschicht fehlt bei jungen Schalen noch. Das Pigment findet sich allein in den Außenschichten.

Ohne auf den feineren Bau der einzelnen Schichten einzugehen, wird bei anderen Formen angegeben:

	Ostracum	Hypostracum
Helix pisana (Matthes, 2423)	dreischichtig	einschichtig
Stenogyra decollata (Wille, 2540)	vierschichtig	zweischichtig
Buliminus obscurus und *B. montanus* (Beck, 2198)	zweischichtig	einschichtig
Buliminus detritus (Beck, 2198)	vierschichtig	einschichtig

Bei der zuletzt genannten Art zieht die zweite Ostracumschicht nicht gleichmäßig dick durch die ganze Schale, sondern wird in gewissen Abständen sehr dünn und scheint bisweilen ganz zu fehlen. An diesen Stellen schimmert dann die dritte, intensiv braun gefärbte Ostracumschicht bis zur Oberfläche durch, wodurch die braunen Streifen der Schale entstehen.

Bei *Gadinia* (Schumann, 2485) und *Vitrina* (Eckardt, 2288) wird nur eine Trennung in Ostracum und Hypostracum angegeben und es bleibt ungewiß, ob eine der beiden oder beide ein- oder mehrschichtig sind.

Die chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschale (S. 191).

Neuere Untersuchungen liegen nicht vor, und es ist nur von einigen Autoren die Frage erörtert worden, ob der Kalk als Kalkspat oder Aragonit auskristallisiert ist. Für Prosobranchier sind beide Ansichten geäußert worden, doch hält Biedermann die Aragonitnatur mindestens für fraglich. Beck und Wille haben nun die Kobaltnitratprobe angestellt, deren Ausfall angibt, daß der kohlensaure Kalk als Aragonit vorhanden ist.

Regeneration der Schale (S. 194).

Seit Simroths Niederschrift erschienen zwei Arbeiten von Korschelt (2385) und Techow (2520), die sich mit Schalenregenerationen befassen. Techow fand die Regenerate stets aus zahlreichen unregelmäßig über- und aneinandergelagerten Schollen bestehen (Fig. 294). Eine sphäritische Zusammensetzung, wie sie Biedermann (2207) beobachtete, fand Techow nicht. Auch kam es bei seinen Regeneraten aus älteren Umgängen unter der Deckschicht niemals zur Bildung einer normalen inneren Lage, sondern es fanden sich stets nur diese scholligen Massen. Da Biedermann bei seinen Versuchen eine typisch gebildete Innenschicht feststellen konnte, dürfte sich eine solche nur vorn unter dem gestaltenden Einfluß des Mantels entwickeln können.

Fig. 294.

Helix pomatia. Flachschliff durch ein Regenerat. Nach Techow.

Daß auch die Bildung von Septen in prinzipiell der gleichen Weise vor sich gehen müßte, vermutete Simroth bereits (S. 195). Tatsächlich

konnte dies Wille (2540) bei der Bildung des neuen Apex einer dekollierten *Stenogyra* zeigen. Periostracum sowie ein hier vierschichtiges Ostracum fehlen wie natürlich und es wird nur eine dem Hypostracum entsprechende Kalklage ausgeschieden, die an Dicke aber der der ganzen Schale gleichkommt. Auffallend ist, daß diese neugebildete Spitze den typischen, zweischichtigen und auch innerhalb der Schichten den normalen Bau aufweist und nichts von einer Zusammensetzung aus scholligen Massen erkennen läßt.

Und endlich dürften Willes Beobachtungen die von Simroth (S. 196) aufgeworfene Frage, ob bei der Dekollation eine Beeinflussung vonseiten der Schnecke, etwa durch eine Abscheidung eintrete, dahin beantworten, daß durch die Neubildung des zunächst inneren Apex mittelbar wenigstens das rein mechanische Abbrechen der alten Spitze gefördert wird (vgl. oben S. 785).

Eine Regeneration vonseiten des Epiphragmas bei *Helix pomatia* versuchte Flössner (2303), doch ohne jeden Erfolg. Entweder wurde der übriggebliebene Epiphragmateil abgedrückt und ein neuer Deckel gebildet, oder es wurde die offene Stelle mit einem häutigen Deckel verschlossen.

Das Epiphragma (S. 203).

Auf Struktur und Bildungsweise des Epiphragmas geht Flössner (2303) genauer ein. Der Kalk stammt sicher aus den Kalkdrüsen des Mantelwulstes (vgl. S. 795) und lagert sich in Form von Sphäriten in die organische Grundsubstanz ein. Ganz das gleiche gilt auch von den häutigen Deckeln, nur daß dort der Kalkgehalt stark zurücktritt. Wir haben also in dem Bildungsprozeß des Deckels einen einfachen Kristallisationsprozeß von Sphäriten zu sehen.

Das Clausilium.

Über die Bildung des Clausiliums macht Kimakowicz-Winnicki (2377) einige Angaben, aus denen allerdings nicht zu ersehen ist, ob sie auf direkter Beobachtung beruhen oder rein hypothetisch sind. Letzteres scheint mir eher der Fall zu sein. „Der in die Clausiliumtasche eindringende oder dort ausgetretene Kalk gelangt bis an ihr hinteres Ende und von da auf die Gehäusespindel". Dort bilde sich erst ein Knötchen, das dann zum Stiel heranwachse und unter schaufelförmiger Verbreiterung schließlich die Platte liefern soll. Diese müsse stets in der Form mit jener der Unterlamelle übereinstimmen, „da sie während ihres Baues durch den im Intestinalsack zustande kommenden pneumatischen Druck fortwährend gegen letztere, die bereits vollendet ist, angepreßt" würde. Klar liegt hiernach die Entstehung des Clausiliums noch längst nicht, bleibt doch schon unbestimmt, wo eigentlich der Kalk herkommen soll. Es bedarf also nach wie vor zur Aufklärung dieser Verhältnisse genauer Untersuchungen.

III. Sinneswerkzeuge (S. 205).

1. Das Gefühl (S. 207).

c) Die Fühler (S. 207).

α) Mißbildungen.

In neuerer Zeit sind wiederholt Fühlermißbildungen beschrieben worden, teils als gelegentliche Funde in der Natur, teils experimentell erzeugt. Yung (1984, 2546) scheidet vier Gruppen, denen ich hier gleich die von anderen beobachteten Fälle einreihen will, soweit sie in der Natur gefunden wurden.

1. Anomalie in der Größe: Yung (2546) beobachtete bei *Helix pomatia* öfters (auf 500 Tiere neunmal) auffallend verschiedene Länge der Fühler bei normaler Ausbildung in Form und Struktur (Fig. 295a).

2. Anomalie in der Form: Wieder zählt Yung bei *Helix pomatia* Fälle auf, bei denen ein oder beide Fühler gebogen (Fig. 295b), oder geknickt (Fig. 295c) [nach Bauer (1916) auch bei *Lymnaea stagnalis*] (Fig. 295d), oder mit knotenartigen Anschwellungen versehen waren (Fig, 295e), oder auch fadenförmig ohne terminale Anschwellung, also auch ohne Auge und Ganglion gestaltet waren (Fig. 295f) [nach Bauer auch bei *Planorbis corneus*]. — Häufig wurden Doppel- und Mehrfachbildungen beobachtet, so bei *Planorbis corneus* [Černy (1924); Techow (1981)]; bei *Lymnaea stagnalis* (Megušar [1958a]; Bauer [1916]), und bei *Helix pomatia* (Yung [2546]) (Fig. 295g, h). Eine Besonderheit wird von Arkell (1913) bei *Helix* (*Cepaea*) *nemoralis* erwähnt, die beide Fühler in der Mitte des Kopfes bis fast zur Spitze verwachsen hatte (Fig. 295k). Eine gleiche Mißbildung fand Techow (1981, 2520a) bei *Helix* (*Arianta*) *arbustorum* nach Entfernung beider Tentakel.

3. Anomalie in der Farbe: Bei *Helix pomatia* fand Yung (1984) an einem oder beiden Fühlern ausgesprochenen Melanismus oder Albinismus, letzteren auch auf das Pigment des Auges übergreifend.

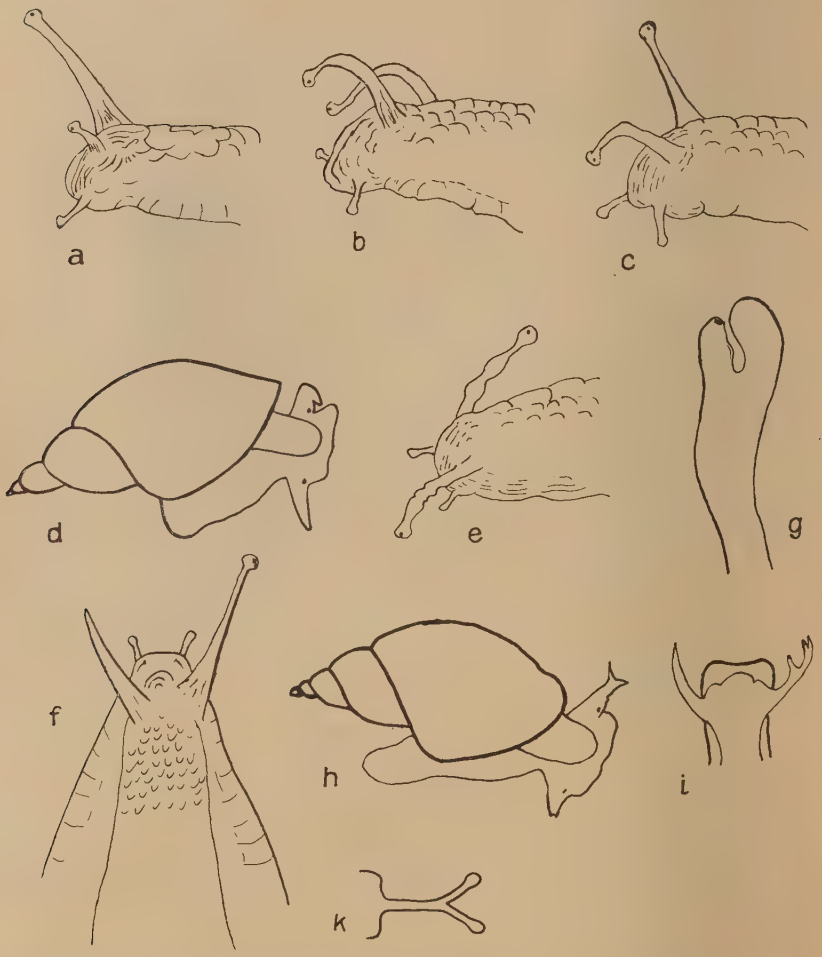
4. Anomalie in der Struktur: Yung fand ein Exemplar von *Helix pomatia*, dessen Fühler zwar ganz normal gebaut erschienen, dessen linker Tentakel aber weder Tentakelnerv und -ganglion, noch Augennerv und Auge zeigte.

β) Regeneration:

Es kann keinem Zweifel mehr unterliegen, daß alle die eben erwähnten Mißbildungen als Regenerate entstanden sind, wenn durch äußere Einflüsse die Tentakel verletzt oder ganz entfernt worden waren. Die experimentell erzeugten Mißbildungen (Černy [1924]; Megušar [1958a]; Techow [1981, 2520a]; Sečerov [1976]) beweisen das. Die Versuche führten zunächst zu dem Schluß, daß *Lymnaea* nicht oder nur sehr langsam regenerieren könnte, während die Planorbiden eine weit bessere

Regenerationsfähigkeit besitzen sollten. Die Landpulmonaten regenerieren stets gut. Sečerov zeigt aber, daß die erhaltenen negativen Resultate auf ungünstige Lebensbedingungen zurückzuführen sind, unter denen die operierten Tiere gehalten wurden. Auch *Lymnaea* regeneriert stets und

Fig. 295.



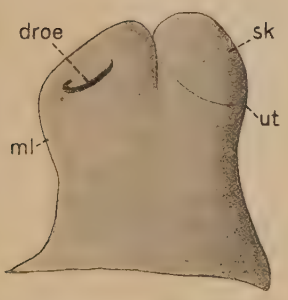
Fühlermißbildungen. a) bis c), e) bis g) *Helix pomatia;* d) und h) *Lymnaea stagnalis;* i) *Planorbis corneus;* k) *Cepaea nemoralis.* a) bis c), e) bis g) nach Yung; d, h nach Bauer; i) nach Techow; k) nach Arkell.

rasch. Doppel- und Mehrfachbildungen entstehen durch unvollständiges Durchschneiden der Fühler, bzw. durch jeden Riß oder Druck, der das Wachstum der Teile ungleich macht. *Lymnaea stagnalis* soll nach Sečerov die Potenz zur Mehrfachbildung haben.

e) Die Lippententakel (S. 210).

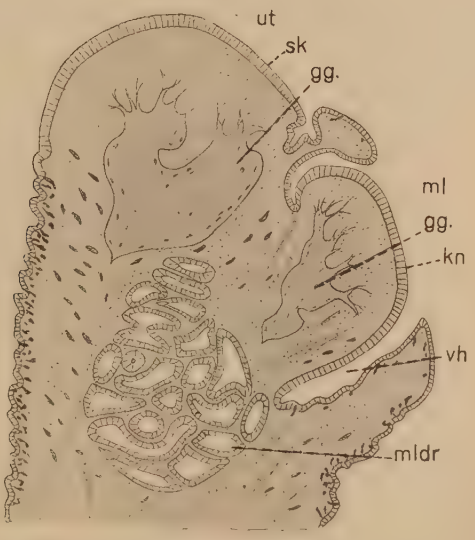
Die Darstellung der unteren Kopfanhänge der Vaginuliden, wie sie Simroth (S. 211) gibt, bleibt unklar. Ich habe die Verhältnisse erneut untersucht (2359). Dieser Kopfanhang besteht aus zwei ungleich großen Teilen (Fig. 296). Der größere und nach außen gelegene Abschnitt zeigt ganz den gleichen Bau wie der Ommatophor; die Sinneskalotte, der allerdings ein Auge fehlt, ein darunterliegendes Ganglion, die übrige Oberfläche mit Ringwülsten bzw. -furchen, als Folge der Kontraktion. Die Muskulatur tritt aber stark zurück und ist, soweit sie vorhanden ist, nicht in deutlichen Längszügen angeordnet (Fig. 297). Daß dieser Teil dem unteren, kleinen Fühler der Stylommatophoren homolog ist, kann nicht bezweifelt werden.

Fig. 296.



Belocaulus pulcher. Unterer Kopfanhang (unterer Tentakel + Mundlappen). *droe* Drüsenöffnung; *ml* Mundlappen; *sk* Sinneskalotte; *ut* unterer Tentakel. — Vergr. 12 : 1. Nach Hoffmann.

Fig. 297.



Sarasinula plebeja. Längsschnitt durch den unteren Tentakel und Mundlappen. *gg* Ganglion; *kn* Sinnesknopf; *ml* Mundlappen; *mldr* Mundlappendrüse; *sk* Sinneskalotte; *ut* unterer Tentakel; *vh* Vorhöhle. — Vergr. 450 : 1. Nach Hoffmann.

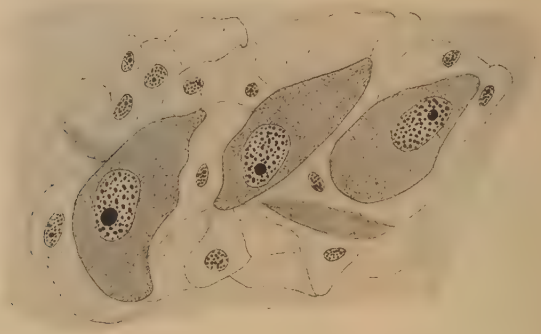
Der untere Abschnitt, der ebenso sicher dem Mundlappen anderer Arten gleichzusetzen ist, zeigt an Stelle einer Sinneskalotte eine halbmondförmige Spalte (Fig. 296). Diese führt in eine etwa kugelförmige „Vorhöhle", in die von der Seite her ein annähernd halbkugelförmiger Zapfen vorspringt, dessen Oberfläche von einem glatten Sinnesepithel überzogen wird, ähnlich wie die Kalotten der beiden Tentakel (Fig. 297). Im Inneren dieses Zapfens findet sich ein Ganglion. An die dem Knopf

gegenüberliegende Wand treten ebenfalls Nerven, ohne aber ein besonderes Ganglion zu bilden, entgegen P. und F. Sarasin (1646), nach denen die gesamte Vorhöhe von dem Ganglion polsterartig umkleidet wird. Die Muskulatur läßt wieder deutliche Längszüge erkennen. Dieser Knopf nun kann weit aus der Spalte hervorgestreckt werden, und er ist „der spitze Zapfen seitlich vom unteren Tentakel", dessen beständiges Aus- und Einstülpen Strubell am lebenden Tier beobachtete. — Am Grunde der Höhle mündet die oben (S. 803) beschriebene geknäuelte, tubulöse Drüse aus. Daß dieser Mundlappen mit Ganglion und Drüse das sogenannte „Sempersche Organ" ist, wurde ebenfalls schon erwähnt (vgl. S. 798).

f) Histologisches (S. 211).

Die eigenartigen großkernigen Zellen, die sich in den Tentakeln der Stylommatophoren zahlreich finden, und die ich wegen ihrer häufig spindelförmigen Gestalt bei Vaginuliden als „Spindelzellen" (Fig. 298) be-

Fig. 298.



Sarasinula plebeja. „Spindelzellen" aus dem Bindegewebe des unteren Tentakels. — Vergr. 1100 : 1. Nach Hoffmann.

zeichnet habe (2359), sind wiederholt beschrieben worden. Yung (2546) hält sie bei *Helix pomatia* für fähig, ein Sekret in den Innenraum des Tentakels abzusondern, um bei der Einstülpung die Reibung zu verringern. Die gleiche drüsige Funktion nimmt Beck (2198) bei *Buliminus* und Wille (2540) bei *Stenogyra* an. Beck gibt auch als einziger an, die schmalen Ausführgänge und deren Mündung in das Innere des Tentakels gesehen zu haben. Eine Abbildung als Beleg dafür bleibt er schuldig. Endlich fand Eckardt (2288) die gleichen Zellen bei *Vitrina*, aber nicht nur in den Fühlern und Mundlappen, sondern ebenso charakteristisch im vorderen Fußteil, im Sohlenrande und um das Spirakulum, kurz in „ständiger Vergesellschaftung" mit allen Hautsinnesorganen. Auch er hält sie für Drüsen, doch könne die Deutung als Schmierdrüsen nur ein Teil ihrer vollen Bedeutung sein. Niemals ist also eine Ausmündung einwandfrei beobachtet worden. Nun fand ich diese Spindelzellen

auch in den Fühlern der Vaginuliden, bei denen aber nur eine Kontraktion, keine Invagination der Tentakel stattfindet. Hier wäre also eine Deutung als Schmierdrüse auch für die Fühler unverständlich. Nun fehlt, wie schon erwähnt, der exakte Nachweis, daß Ausführgänge vorhanden sind. Ja, ich vermute, er wird nie gelingen, da eben solche gar nicht vorhanden sind. Es handelt sich gar nicht um Drüsen, sondern um Bindegewebselemente, die als Reservestoffbehälter funktionieren oder, was nicht ausgeschlossen ist, um Zellen, die mit unbrauchbaren Abfallstoffen beladen werden. Wir können diese Elemente den „Leydigschen Zellen" wohl vergleichen. Das würde auch Eckardts Befunde erklären. Eine genaue Untersuchung auch in cytochemischer Hinsicht wäre sehr wünschenswert. — Ausgezeichnet sind die Zellen alle durch einen großen, chromatinreichen Kern.

h) Der Mantel als Tastorgan (S. 212).

Nach Eckardt (2288) können die Mantellappen und das Spirakulum der Vitrinen nur als Gegenden erhöhter Reizfähigkeit gelten, noch nicht als Sinnesorgane.

2. Der Geruch (S. 215).

Nach den neuesten Zusammenstellungen Plates (1964) kann man die dem Geruch dienenden Sinnesorgane in zwei Gruppen trennen: 1. die Respiroreceptoren, die sich als gut abgegrenzte Organe in der Nähe der Kiemen oder Lunge in der Atemhöhle befinden, und 2. echte Geruchsorgane, die dem Vorderende des Körpers, besonders den Fühlern und Mundlappen angehören. Entfernt man beide Fühlerpaare, dann hört die Geruchswahrnehmung nicht auf, sondern ist nur herabgesetzt. Es müssen also auch die überall zwischen gewöhnliche Epidermiszellen eingestreuten Sinneszellen Riechfähigkeit besitzen. Sie sind vielleicht Wechselsinnesorgane, die zugleich auch zum Tasten dienen.

a) Geruchswerkzeuge am Kopf (S. 215).

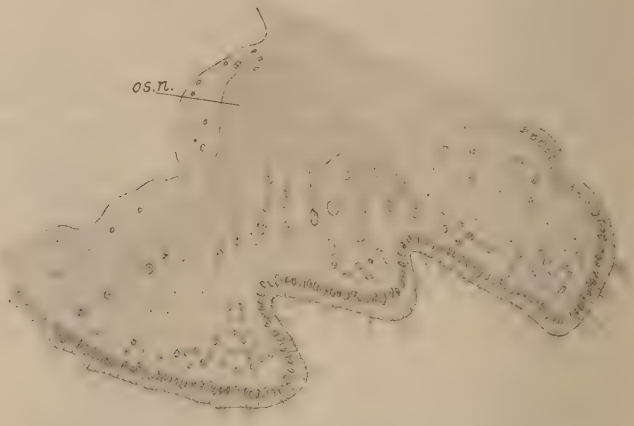
Nach Plate (1964) muß der große Fühler der Lungenschnecken allein oder überwiegend als „Nase" dienen. Auch den kleinen Fühlern kommt eine allerdings geringere Geruchswahrnehmung zu.

b) Osphradium am Mantel (Respiroreceptoren) (S. 216).

Eine genauere Beschreibung des Osphradiums von *Chilina* gibt Häckel (2338). Bei einer 8 mm langen ausgestreckten *Chilina tenuis* ist ein 0,16 mm breiter und 0,44 mm langer wenig erhöhter Hautring vorhanden, dessen Epithel in der Hauptsache aus Sinneszellen besteht, die hochzylindrisch sind, eine deutlich terminale Grenzmembran und einige Flimmerhaare haben; der Kern liegt stets basal; am basalen Ende läuft das Plasma in einen Faden aus. Im terminalen Teil befindet sich ein bräunlich-gelbes Pigment. Die „Fäden" bilden unter dem Epithel ein sehr feines Gewebe, in das andererseits auch die Auflösung des Osphra-

dialnerven übergeht. Zwischen der zentralen Einsenkung und dem Nerven liegen Zellen mit sehr großen und sehr chromatinreichen Kernen und dunklem Plasma, die „höchstwahrscheinlich" bipolare Ganglienzellen sein sollen (Fig. 299).

Fig. 299.



Chilina tenuis. Sagittalschnitt durch das Osphradium. *os n.* Osphradialnerv. — Vergr. 400 : 1. Nach Häckel.

4. Histologisches von den Gefühls-, Geruchs- und Geschmacksorganen (S. 221).

a) Die Sinneszellen (S. 223).

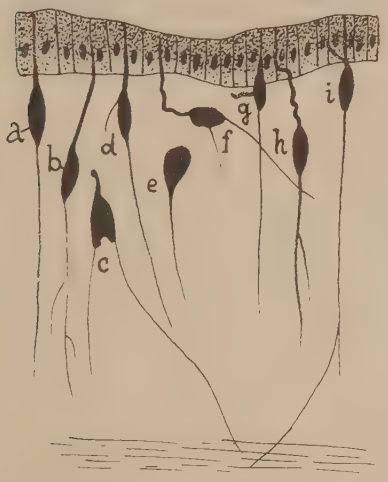
Yung (2547) untersucht die Augenträger von *Helix pomatia* und bestätigt hinsichtlich der Sinneszellen die Angaben früherer Autoren im wesentlichen. Der periphere Fortsatz der Zelle ist mitunter geschlängelt (Fig. 300f, h) und nicht, wie meist, gerade. Auch kann er verzweigt sein (Fig. 300g, i), was selbst bei den zentralen Fortsätzen vorkommt. Endlich können die Sinneszellen ausnahmsweise parallel zur Oberfläche liegen (Fig. 300f); doch hält Yung für möglich, daß hierbei eine künstliche Deformation vorliegt.

5. „Das Ohr" oder die Statocyste (S. 232).

Simroths Bemerkung (S. 233), es fehle noch sehr an genügender Durcharbeitung, ist heute nicht mehr zutreffend. Neben einer vergleichenden Untersuchung der Statocysten von *Planorbis corneus. Lymnaea stagnalis. Helix pomatia, Arianta arbustorum* und *Arion empiricorum* durch Schmidt (2479) finden sich auch in den Arbeiten von Beck (2198), Davies (2269), Eckardt (2288), Häckel (2338), Hoffmann (2359), Matthes (2423), Schumann (2485) und Wille (2540) mehr oder weniger genaue Angaben, die in letzter Zeit durch Pfeil (2447) an *Helix pomatia* eingehend nachgeprüft wurden. Hiernach muß die Form der

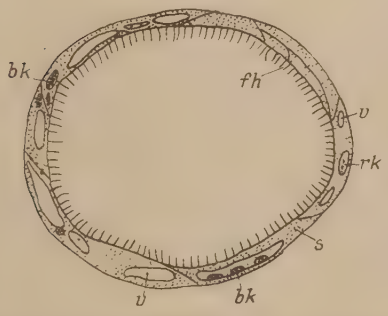
Statocyste bei allen Arten als vollkommen kugelig gelten. Sie soll bei *Buliminus* nach Beck an der den Pedalganglien aufliegenden Fläche konkav sein, bei *Stenogyra* nach Wille von oben betrachtet kreisrund, im Querschnitt zusammengedrückt ellipsoid, im ganzen also wohl linsen-

Fig. 300.



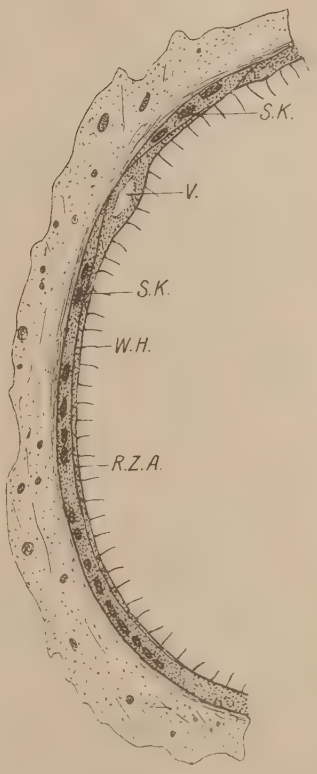
Helix pomatia. Verschiedene Formen der Sinneszellen in der Haut des Tentakels. Vergr. 400 : 1. Nach Yung.

Fig. 301.



Lymnaea stagnalis. Schnitt durch die Statocyste. *bk* Blasenzellkern; *fh* Flimmerhärchen; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialkern; *v* Vakuole. Vergr. 300 : 1. Nach Schmidt.

Fig. 302.



Helix pomatia. Teil der Statocystenwand mit Riesenzellenausläufern. *R.Z.A.* Riesenzellenausläufer; *S.K.* Syncytialkern; *V.* Vakuole; *W.H.* Wimperhaar. — Vergr. 688 : 1. Nach Pfeil.

förmig, bei *Vitrina* nach Eckardt von ellipsoider Gestalt, und bei *Cystopelta* endlich nach Davies halbmondförmig. Ich halte mit Pfeil alle diese in der Form von der Kugelgestalt abweichenden Statocysten für unnatürlich deformiert, da schon ein sehr geringer Druck formändernd wirkt. Die Lage ist ebenso allgemein an der äußeren, oberen Kante der Pedal-

ganglien, und Simroths Angabe (S. 232), sie lägen an deren „Vorderfläche", beruht zweifellos auf einem Versehen (Schreibfehler). Umgeben werden die Bläschen von einer ziemlich festen, bindegewebigen Hülle, die nach Pfeil aus einer inneren, dünnen, vollkommen glashellen und homogenen (Fig. 302, H. K.) und einer äußeren, zwei bis dreimal so breiten, faserigen Schicht (Fig. 302, B. G.) zusammengesetzt ist. Das eigentliche Epithel der Blase setzt sich nach Schmidt u. a. aus drei Elementen zusammen:

1. Riesenzellen mit großen, chromatinarmen Kernen und pseudopodienartigen Fortsätzen, die sich auf die

2. Syncytialzellen legen, die meist sternförmig um die Riesenzellen angeordnet sind, deren Zellwände geschwunden und deren kleine Kerne sehr chromatinreich sind. Eckardt und Häckel bezeichnen diese Zellen als Stützzellen. Nach Beck sollen sie deutliche Zellgrenzen haben.

3. Blasenzellen (nach Eckardt Vakuolenzellen), die, nach Schmidt bei *Lymnaea* besonders häufig, ganz zerstreut auftreten (Fig. 301), und nicht nur gegenüber der Eintrittsstelle des Nerven, wo Leydig eine Art Macula crista beobachtet haben wollte. — Wille beschreibt bei *Stenogyra* nur die Riesenzellen mit blasigem Protoplasma und die Syncytialzellen. Er trifft damit wohl das Richtige; denn nach Pfeil sind die Vakuolen nicht in besonderen Zellen lokalisiert, sondern in den Riesenzellen, besonders in deren Ausläufern (Fig. 302). Auch bei Vaginuliden fand ich nur zwei Zellarten.

Beiden Zellsorten kommen Cilien zu, und wo solche nicht beschrieben worden sind, dürften sie nur infolge schlechter Konservierung der Beobachtung entgangen sein.

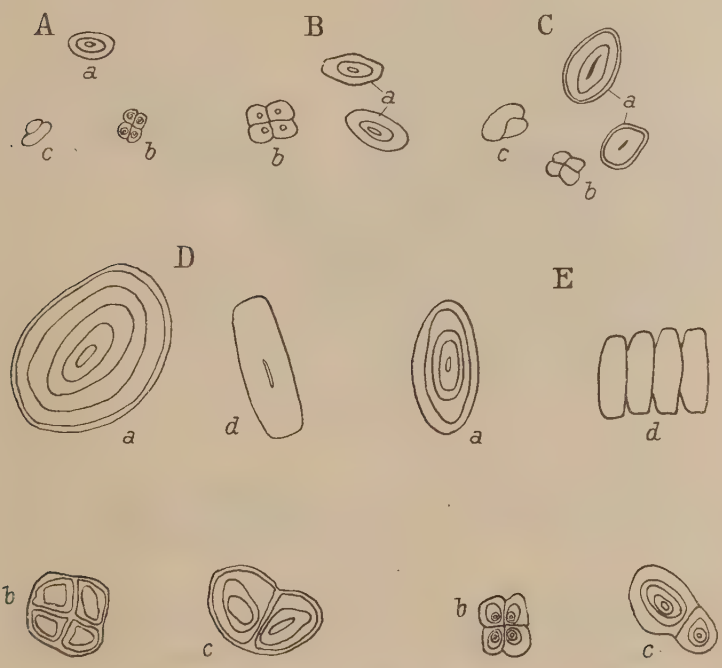
Die Größe der Statocyste wechselt nach Größe und Alter des Tieres. Es wird angegeben für: *Helix pisana* (Matthes) 160—180 μ; *Stenogyra* (Wille) 105 μ, *Buliminus* (Beck) 115—145 μ; nach Schmidt *Lymnaea stagnalis* etwa 130 μ, *Planorbis corneus* etwa 110 μ, *Arianta arbustorum* 170 μ, *Arion empiricorum* 130—140 μ, *Helix pomatia* 190 μ. Nach Pfeil wird sie bei dieser Art nicht größer als 200—215 μ.

Die Statolithen sind bei erwachsenen Formen in großer Zahl vorhanden; bei jungen Tieren finden sich aber meist nur ganz wenige. Anzahl und Größe werden von Schmidt angegeben:

bei	Zahl der Statolithen	Masse des größten Statolithen
Lymnaea stagnalis . .	650—700	12—13 μ lang, 7 μ breit
Planorbis corneus . . .	440—460	30 „ „ 15 „ „
Helix pomatia	250—300 (nach Pfeil bisweilen auch noch mehr)	40 „ „ 25 „ „
Arianta arbustorum . .	200—230	25—30 „ „ 15 „ „
Arion empiricorum . .	150—200	20 „ „ 12 „ „
Buliminus spec. (nach Beck)	—	1,2—2,2 „ „

Die Gestalt ist im allgemeinen oval bis elliptisch (Fig. 303), bei *Vitrina* nach Eckardt mit bikonkav eingebuchteten Flanken. Für *Chilina* wird von Häckel eine sichelförmige oder ovale, für *Gadinia* von Schumann eine kahnförmige oder selten runde Gestalt angegeben. Bei *Helix* und *Arianta* kommen neben eiförmig bis runden auch unregelmäßige bis fast rechteckige Formen vor (Fig. 303 D, E). Nicht selten finden sich bei allen Arten Zwillinge oder Vierlinge (selten Drillinge) (Fig. 303). Alle

Fig. 303.

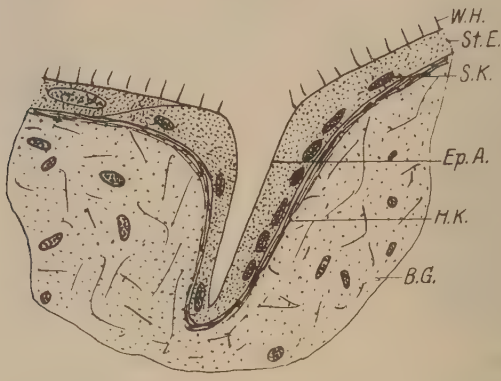


Statolithen. A. *Lymnaea stagnalis*; B. *Planorbis corneus;* C. *Arion empiricorum:* D. *Helix pomatia;* E. *Arianta arbustorum.* a) Einzelstatolith; b) Vierlings-, c) Zwillingsstatolith; d) Seitenansicht eines Statolithen. — Vergr. A. und E. 712 : 1; B. 300 : 1; C. 375 : 1; D. 1012 : 1. Nach Schmidt.

Statolithen zeigen eine konzentrisch geschichtete, schalige Struktur. Nur von Schumann und Pfeil wird auch eine radiale Faserung angegeben. Die chemische Untersuchung der Statolithen bei *Helix pomatia* durch Schmidt und Pfeil hat eine Zusammensetzung aus kohlensaurem Kalk ergeben. Reaktionen auf phosphorsauren Kalk lieferten ein negatives Resultat. Eine Doppelbrechung ließ sich deutlich nachweisen. Ob der Inhalt der erwähnten Vakuolen die Statolithensubstanz zunächst in gelöster Form ausscheidet, in der dann die Statolithen selbst auskristallisieren, bleibt noch unsicher.

Die Hauptmasse der Statolithen, in Kugelform im Inneren zusammengeballt, befindet sich in Ruhe, während die meist kleineren am Rande gelegenen in einer steten zitternden Bewegung sind, indem sie sich zwischen der Epithelwand und dem Statolithenhaufen hin und her bewegen, ohne ihre Lage oder ihren Platz zu wechseln. Dieses Zittern wird durch die dauernd peitschenartig schlagende Bewegung der Wimperhaare bewirkt, d. h. es müssen echte Wimperhaare, keine Sinneshaare sein. — Die Riesenzellen dürfen mit viel Wahrscheinlichkeit als die eigentlichen Sinneszellen angesprochen werden.

Fig. 304.



Helix pomatia. Medianschnitt durch die Ausstülpung des Statocystenepithels. *B.G.* Bindegewebige Hülle; *Ep.A.* Epithelausstülpung; *H.K.* homogene Hüllkapsel; *S.K.* Syncytialkern; *St.E.* Statocystenepithel; *W.H.* Wimperhaare. — Vergr. 932 : 1. Nach Pfeil.

Die Untersuchung Pfeils hat schließlich endgültig die von allen älteren Autoren, aber auch von Schmidt aufgestellte Behauptung, der Nervus staticus sei hohl, widerlegt. Es findet sich lediglich an der Eintrittsstelle des Nerven eine kleine, trichterförmige Ausstülpung (Fig. 304), die allseitig von den Nervenfasern überzogen ist. Beides zusammen ist die von Schmidt angegebene trichterförmige Erweiterung des Nerven. Der Nerv selbst ist stets solide.

5. Das Auge (S. 234, 249).

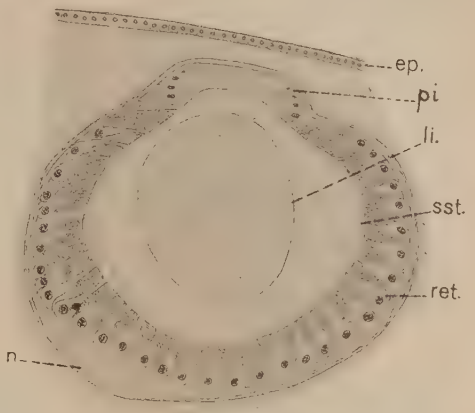
β) Die Cornea (S. 237).

Simroth meint, daß das durchsichtige Epithel vor dem Auge zur Cornea gerechnet werden könnte, daß dies aber nirgends geschehe und durch keine bestimmte Grenze gerechtfertigt sei. Ich kann dem nicht so ganz beistimmen, und in der neueren Literatur wird allgemein angegeben (Wille, 2540; Eckardt, 2288; Eisenmann, 2290), daß die Epithelzellen vor dem Auge mehr oder weniger stark abgeplattet und durch-

sichtig sind und daß ihre Cuticula fast ganz verschwindet. Mag auch gegen das übrige Epithel keine ganz scharfe Grenze gegeben sein, so kann man doch wohl von einer äußeren Cornea oder Pellucida externa sprechen. Bei den Basommatophoren ist allerdings eine solche äußere Cornea kaum abgesetzt; wenigstens sind nach Häckel bei *Chilina* ihre Zellen kubisch.

Die Zellen der inneren Cornea oder Pellucida interna fand ich bei Vaginuliden nicht mehr radiär angeordnet, sondern zu einer fast homogenen Masse verschmolzen; die Kerne lagen seitlich (Fig. 305). Bei *Chilina* werden auffallend platte Zellen angegeben.

Fig. 305.



Semperula siamensis. Schnitt durch das Auge. *li.* Linse; *pi* Pellucida interna; *ret.* Retina; *sst.* Sinnesstäbchen. — Vergr. 270 : 1. Nach Hoffmann.

Zwischen äußerer und innerer Cornea liegt eine dünne, bindegewebige Schicht, der vordere Teil der bindegewebigen Hülle des Bulbus. Sie kann bei *Helix pomatia* nach Eisenmann bisweilen fehlen.

Bei Basommatophoren findet sich allgemein zwischen beiden Corneae die „präcorneale Lacune". Sie wird außerdem auch für *Chilina* durch Häckel (2338) und für *Gadinia* durch Schumann (2485) gemeldet. Pilossian (2450), der sie für *Physa*-Arten feststellte, gibt an, daß sie bei jugendlichen Tieren von *Physa acuta* noch fehlt.

γ) Die Retina (S. 237).

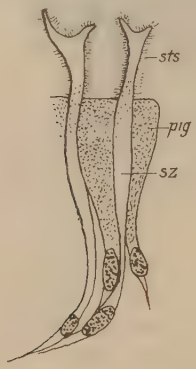
Bäcker (2189) sprach den Pigmentzellen noch die Aufgabe der Linsenabscheidung zu, ohne dies allerdings für *Helix pomatia* einwandfrei beobachtet zu haben, und Meisenheimer (2026) gibt, wohl auf dieser Angabe fußend, ein Gleiches an; doch sollen nach ihm auch die Zellen der Pellucida interna an der Linsenbildung beteiligt sein. Eisenmanns neueste Untersuchungen befassen sich leider nicht hiermit. Eckardt (2288) weist eine sekretorische Tätigkeit der Pigmentzellen zurück und sucht bei *Vitrina* auch vergeblich nach Sekretionsphasen der Zellen der Pellucida interna. Den Pigmentzellen möchte auch ich eine Abscheidung von Linsensubstanz absprechen, nicht aber ohne weiteres den Pelluciden-zellen, wenigstens dann nicht, wenn keine „Beckschen Zellen" nachgewiesen sind (vgl. S. 841).

Pilossian stellt erneut die Behauptung auf, daß bei *Physa* auch die Pigmentzellen sensibel seien, da ihre basalen, fadenförmigen Ausläufer mit den Nerven in Verbindung treten sollen. Eine solche Verbindung hat er aber nach eigener Angabe nicht einwandfrei beobachtet, und ich möchte auch hier die Pigmentzellen lediglich als Stützzellen ansehen.

Nach Eisenmann ist bei *Helix pomatia* das Pigment in den Zellen nicht regellos angehäuft, sondern es liegt den Zellwänden entlang, was auch die Erwähnung eines „hellen Kanales" bei älteren Autoren erklärt.

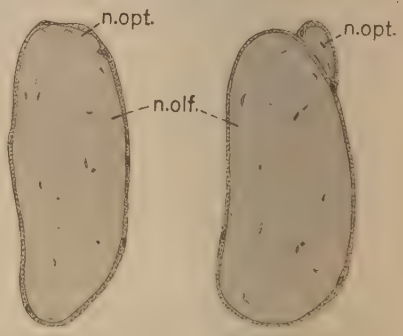
Die Sinneszellen werden von allen neueren Untersuchern als mit denen von *Helix pomatia* im Prinzip übereinstimmend gefunden. Nur Pilossians Darstellung dieser Elemente bei *Physa* weicht stark ab. Zunächst sind hier auch die Sinneszellen mit Pigment ausgestattet, wenn auch in geringerem Maße (Fig. 306). Nach der Linse zu setzen sich die Zellen in einen anfangs dünnen Ausläufer fort, der sich nach der Spitze zu gabelartig verbreitert. Der gesamte Fortsatz ist mit Wimpern besetzt (Fig. 306 *sts*). Wir hätten somit einen Bau, der dem bei *Limax* im Prinzip gleich ist.

Fig. 306.



Physa acuta. Retinalzellen. *pig* Pigmentzelle; *sz* Sinneszelle; *sts* Stiftchensaum. Nach Pilossian.

Fig. 307.



Meisenheimeria alte. Querschnitte durch den Tentakel- und Augennerv. *n.olf.* Nervus olfactorius; *n.opt.* Nervus opticus. — Vergr. 270 : 1. Nach Hoffmann.

δ) Der Sehnerv (S. 239).

Von allen neueren Untersuchern wird sicher nachgewiesen, daß der Nervus opticus nicht aus dem Tentakelnerv oder gar dem Tentakelganglion entspringt. Er kann allerdings mit dem Olfactorius in einer gemeinsamen Hülle liegen, so daß er nicht ohne weiteres zu trennen ist. Ich traf solche Verhältnisse wenigstens bei den Vaginuliden an (Fig. 307). Kellers Angabe (2375) eines großen, napfförmigen Ganglions für das Auge beruht sicher auf einem Irrtum, wie schon Simroth (S. 249) vermutet, und wie ich am gleichen Objekt nachweisen konnte. Dieses Ganglion ist das Tentakelganglion.

ε) „Die Linse“ (S. 239).

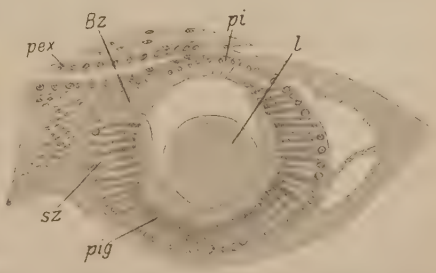
Eisenmann schlägt vor, nicht von einer „Linse“ zu sprechen, sondern von einem „Glaskörper“, da es sich nicht um eine dem Wirbeltierauge entsprechende, auch nicht so funktionierende Linse handelt. Die Bedenken sind gerechtfertigt, doch wird schwerlich der herkömmliche Name zu beseitigen sein. Sie bestätigt ferner, daß bei *Helix pomatia* zwischen „Linse“ und Retina niemals ein gesonderter Glaskörper vorkommt. Es muß noch zweifelhaft bleiben, ob sich ein vielleicht nur schmaler Glaskörper neben einer „Linse“ bei anderen Stylommatophoren findet. Bei Basommatophoren wird er von Pilossian bei *Physa* angegeben. Ich selbst fand im Vaginulidenauge zwischen „Linse“ und Retina einen verhältnismäßig großen Raum, der wohl nicht allein auf Schrumpfung zurückgeführt werden kann und wohl auch hier von einem Glaskörper erfüllt wird, wenn ich auch einen solchen nicht mit völliger Sicherheit nachweisen konnte.

Eisenmann kann die von Simroth (S. 240) angegebenen „sekundären Linsen“ niemals erkennen und hält sie für künstlich hervorgerufene Gebilde.

ζ) Die „Beckschen Zellen“.

Beck (2198) fand bei *Buliminus* dicht an der Grenze von Pellucida interna und Retina Zellen, die sich durch ihre besondere Größe und durch einen großen blasigen Zellkern mit spärlichem Chromatin auszeichnen. Im Maximum 6 solcher Zellen liegen in einer (bei *Buliminus montanus* in zwei) Reihen geordnet stets auf der Seite des Auges, die beim etwas eingestülpten Fühler der Pellucida externa und dem daran anschließenden äußeren Tentakelepithel am meisten genähert ist (Fig. 308). Wille (2540) fand sie bei *Stenogyra* an der gleichen Stelle, und auch Eckardt (2288) beobachtete sie bei allen *Vitrina*-Arten. Er macht noch einige genauere Angaben, nach denen das Plasma dichter als in den Pellucidazellen sei und öfters Vakuolen zeige, so daß man entschieden auf Sekretion schließen könne. Eine derartige Funktion scheint mir auch die wahrscheinlichste. Ob diese Zellen, wie Beck und besonders Eckardt vermuten, die Substanz der Linse ausscheiden, muß noch unsicher bleiben; unwahrscheinlich ist es nicht. Bei anderen Arten,

Fig. 308.



Buliminus detritus. Schnitt durch das Auge. *Bz* Becksche Zellen; *l* Linse; *pex* Pellucida externa; *pi* Pellucida interna; *pig* Pigmentzelle; *sz* Sinneszelle. — Vergr. 225 : 1. Nach Beck.

so auch bei *Helix pomatia*, sind solche Zellen noch nicht beschrieben worden und scheinen dort tatsächlich zu fehlen. In diesem Falle müßte man wohl den Pellucidazellen die Linsenabscheidung zuschreiben.

c) Die Rückenaugen der Oncidiiden (S. 241).

In neuester Zeit befaßt sich eine Arbeit von Hirasaka (2357) mit den Rückenaugen der Oncidiiden.

Die Cornea besteht aus kubischen bis zylindrischen Zellen, die durch zahlreiche „Plasmodesmen" zu einem festeren Verband zusammengeschlossen sind.

Die Retina-Zellen besitzen in der dem Pigmentepithel zugekehrten Hälfte ein kugeliges bis elliptisches Bläschen, das mit Gerinsel erfüllt sein kann. Die andere gleichmäßig granulierte Hälfte enthält den großen Kern. Zwischen diesem und dem Bläschen findet sich ein kleiner kugeliger Körper, ein sogenannter „accessorischer Kern". Dieser und das Bläschen sollen vielleicht eine Art Katalysator sein.

Die Linse wird bei *Oncidium verruculatum* meist aus vier bis fünf, selten sechs bis acht Zellen aufgebaut, deren jede von einer dünnen hyalinen Membran mit wenigen kleinen Kernen umhüllt wird. Die eigentliche Linse (Hauptlinse) wird aus einer großen Zelle gebildet, der Glaskörper (accessorische Linse) aus mehreren. Die Linse besteht im ausgebildeten Auge aus einem großen, distalen, kugeligen, gleichmäßig und fein granulierten und einem basalen, schalenförmigen Abschnitt, der den Kern enthält. Auf jüngeren Stadien zeigt diese Zelle der Hauptlinse eine Fibrillenstruktur und distal einen deutlichen Stiftchensaum. Eine Sonderung in die beiden Abschnitte ist noch nicht zu sehen; Fibrillen und Stiftchensaum verschwinden dann allmählich. Hirasaka betrachtet dann den distalen, kugeligen Abschnitt als ein Phaosom.

Funktionelle und morphologische Deutung (S. 247).

Hirasaka zählt bei etwa 30 verschieden großen Tieren die Rückenaugen und findet entgegen Semper, daß die Zahl mit der Größe des Tieres zunimmt, jedenfalls nicht deutlich abnimmt. Sicher besteht keine Korrelation zwischen Größe der Tiere und Zahl der Augenpapillen. Als höchste Zahl von Augen auf einer Papille fand er sieben.

Linse und Retina sollen ihren Ursprung von in die Tiefe gesunkenen Epidermiszellen nehmen.

d) Augenregeneration.

Die Untersuchungen Techows (2520a) an *Helix pomatia*, *Arion empiricorum* und *Limax maximus* und diejenigen Königs (1947) an *Arion empiricorum* geben einige Anhaltspunkte über die Bildung des Auges bei Regeneration und damit wohl auch über die Ausbildung überhaupt. Das Augenbläschen geht, wie zu erwarten war, aus einer Epitheleinstülpung

hervor. Die Linsenbildung erfolgt nach Techow erst nach der Pigmentierung des Auges. An Stelle einer homogenen Struktur treten zunächst zahlreiche Vakuolen auf. Erst dann erfolgt die Differenzierung in Pellucida interna und Retina. König hingegen beobachtete bei *Arion* die Linse schon vor der Pigmentbildung. Sie wird nach ihm von den Zellen der primären Augenblase ausgeschieden und wächst gleichmäßig mit der Vergrößerung dieser Blase. In jedem Falle aber regeneriert das Auge unabhängig von dem Tentakelganglion, dem Cerebralganglion und dessen Nerven. Die Verbindung mit dem Nervensystem erfolgt erst nach Ausbildung des ganzen Auges durch Auswachsen der Retinazellen.

Techow (2520a) fand in den Regeneraten einer *Arianta arbustorum* auch Augenmißbildungen, derart, daß sich zwei normale Augen entwickelten oder zwei ineinandergeschachtelte Augenbildungen auftraten, ähnlich wie es schon Wiegmann (114) beobachtet hatte.

IV. Das Nervensystem (S. 250).

a) Die Ganglien des Schlundrings.

1. Die Visceralkette (S. 251).

Die Verhältnisse bei *Chilina*, die wegen der noch vorhandenen Chiastoneurie als Ausgangspunkt zu nehmen sind, wurden von Häckel (2338) erneut untersucht; er bestätigt die Plateschen Angaben und erweitert sie nur unwesentlich hinsichtlich der abgehenden Nerven bzw. ihrer Innervationsgebiete.

Eine ganze Anzahl Arbeiten, die sich mit der Anatomie einzelner Arten beschäftigen, berücksichtigen auch das Nervensystem, doch wird im allgemeinen nur das im Prinzip schon Bekannte bestätigt.

Iherings Angabe (2360), *Stenogyra decollata* besitze 6 Ganglien in der Visceralkette, wird schon von Simroth (S. 255) als irrig zurückgewiesen. Wille (2540), der diese Art zuletzt untersuchte, fand die normalen 5 Ganglien, doch ist das rechte Parietalganglion weitgehend mit dem Abdominalganglion verschmolzen und nur durch eine mäßig tiefe Furche von ihm getrennt (Fig. 309).

Gadinia verhält sich nach Schumann (2485) wie *Ancylus*, *Gundlachia* oder *Siphonaria*, zeigt also nur drei Ganglien und zwar links das verschmolzene Pleural-Parietalganglion, rechts das Pleural-Supraintestinalganglion und in der Mitte hinten das Abdominal-Subintestinalganglion. Eine Grenze zwischen diesen jeweils verschmolzenen Ganglien war auch nicht aus der Anordnung der Ganglienzellen zu ersehen.

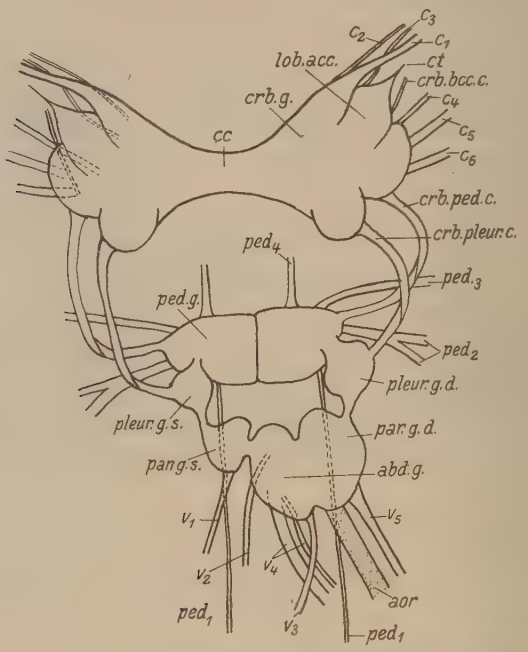
Eine noch weitergehende Verschmelzung beschreibt Watson*) von *Ochthephila* (= *Geomitra*) *turricula*, wo nur noch zwei Komplexe zu er-

*) Watson, H., The Anatomy and general affinities of *Ochthephila* (= *Geomitra*) *turricula*. — Proc. Mal. Soc. London XV. 1922/23. — (Lit.-Nr. 2672.)

kennen sind. Hier ist das rechte Pleural- und rechte Parietalganglion einerseits und das linke Pleural-, linke Parietal- und Abdominalganglion andererseits vollkommen verschmolzen zu zwei fast gleich großen und symmetrisch gelagerten Abschnitten (Fig. 310).

An der nahezu vollkommen verschmolzenen Visceralkette von Vaginuliden gelang es mir (2359) doch, mit Hilfe der abgehenden Nerven einigen Einblick zu erhalten (Fig. 314). Am weitesten hinten median

Fig. 309.



Stenogyra decollata. Der Schlundring. — *abd.g.* Abdominalganglion; *aor* Aorta; c_{1-6} Cerebralnerven; *cc* Cerebralkommissur; *crb.bcc.c.* Cerebro-Buccalkonnektiv; *crb.ped.c.* Cerebro-Pedalkonnektiv; *crb.pleur.c.* Cerebro-Pleuralkonnektiv; *crb.g.* Cerebralganglion; *ct* Cerebraltuben; *lob.acc.* Lobus accessorius; *par.g.d.* (*s.*) Parietalganglion dexter (sinister); *ped.g.* Pedalganglion; ped_{1-4} Pedalnerven; *Pleurg.d.* (*s.*) Pleuralganglion dexter (sinister); v_{1-5} Visceralnerven. Nach Wille kombiniert. Vergr. 16 : 1.

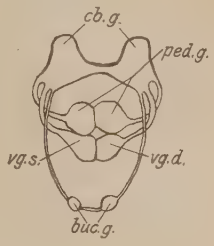
gliedert sich ein größerer Komplex ab, der Intestinal-, Genital- und Pallialnerven abgibt und das verschmolzene Abdominal-Subintestinalganglion darstellt. Die beiden nach rechts anschließenden Komplexe entsprechen dem Parietal- (Supraintestinal-) und Pleuralganglion. Auch links sind diese zu erkennen, doch schiebt sich hier zwischen Parietal- und Abdominalganglion ein schmaler Komplex ein, den ich als accessorisches Ganglion deute, wie sich ein solches auch z. B. bei *Chilina* findet, also bei Formen, denen die Vaginuliden relativ nahe stehen.

2. Die Cerebral- oder oberen Schlundganglien und ihre Verbindungen (S. 260).

α) Beziehung zum Pharynx (S. 261).

Simroth schreibt (S. 261), daß „bei manchen Vaginuliden" auch die Speicheldrüsen vor dem Schlundring liegen. Das ist irreführend, denn wir treffen bei allen Vaginuliden ein solches Verhalten.

Fig. 310.

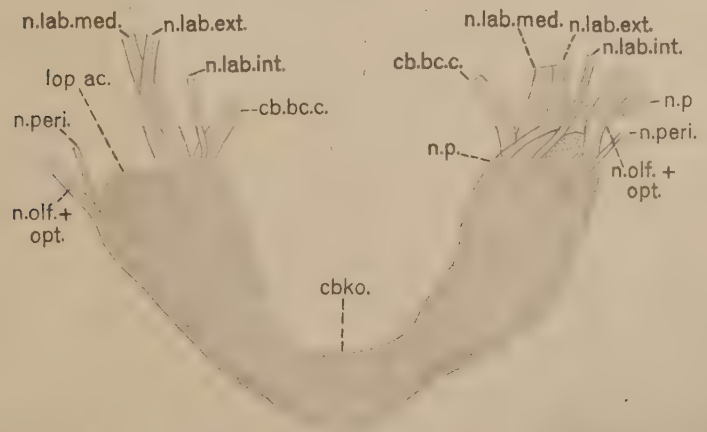


Ochthephila turricula. Schlundring. — *buc. g.* Buccalganglion; *cb. g.* Cerebralganglion; *vg. s.* linkes Visceralganglion (= l. Pleural- + l. Parietal- + Abdominalganglion); *vg. d.* rechtes Visceralganglion (= r. Pleural- + r. Parietalganglion); *ped.g.* Pedalganglion. Nach Watson.

β) Beziehung der Cerebralganglien innerhalb des Schlundringes (S. 261).

Die wechselnde Lage der Cerebralganglien im Schlundring und die dadurch bedingte verschiedene Länge der Cerebralkommissur ist bekannt genug. Hier mögen aus den neueren Arbeiten nur zwei Extreme genannt werden. Bei *Xerocerastus damarensis* ist diese Kommissur nach Degner (2274) außergewöhnlich lang und die Cerebralganglien kommen direkt seitlich vom Schlund zu liegen. Ganz im Gegensatz hierzu liegen die beiden

Fig. 311.



Meisenheimeria alte. Die Cerebralganglien mit den Wurzeln der Cerebralnerven. — *cb.bc.c.* Cerebro-Buccalkonnektiv; *cb.ko.* Cerebralkommissur; *lob.ac.* Lobus accessorius; *n.lab.ext.* (*int.*, *med.*) Nervus labialis externus (internus, medianus); *n.p.* Nervus penis; *n.peri.* Nervus peritentacularis; *n.olf.* + *opt.* Nervus olfactorius und opticus. — Vergr. 31 : 1 nach Hoffmann.

Ganglien bei *Apera* nach Watson (2535) dicht beieinander, dorsal der Buccalmasse und eine Kommissur fehlt fast ganz. In der Regel findet sich eine mittlere Lage.

γ) Kommissuren und Konnektive (S. 263).

Eine Subcerebralkommissur scheint doch viel öfter vorzukommen, als bisher angenommen wurde. Sie wird von Schumann (2485) für *Gadinia* als Labialkommissur angegeben. Kunze (2397) fand sie bei *Helix pomatia*, was Bang (2193) bestätigt. Schmalz (2476) beobachtete die Verbindung nicht, doch beschrieb er einen Nervus arteriae cerebralis, der aber nach Bang nichts anderes als die verkannte Subcerebralkommissur ist. Nach Watson ist eine solche vorhanden bei *Helix aspera*, für die sie aber Mistretta (2432) nicht anführt, bei *Apera*, *Natalina quekettiana*, *Helicarion gomesianus* und *Cryptophallus*. Ferner ist sie bekannt von *Ena obscura*, *Rhachis punctata*, *Chondrina similis*, *Pleurodiscus flavidus* und *Acanthinula aculeata*. Ihr Vorhandensein wird ausdrücklich geleugnet bei Vitrinen (Eckardt, 2288), *Stenogyra* (Wille, 2540) und *Buliminus* (Beck, 2198). Danach scheint eine solche Kommissur nicht überall vorzukommen, aber doch weit häufiger aufzutreten, als z. B. noch Simroth (S. 263) annimmt. Bei den Vaginuliden findet sich nach Amaudrut (659) zwischen den Begleitnerven der Lippenarterien eine Anastomose, die er aber nicht als Subcerebralkommissur bezeichnet. Ich selbst konnte weder eine Kommissur noch eine solche Anastomose auffinden, so daß es sich hier tatsächlich um eine mehr oder weniger zufällige Verbindung handeln dürfte, falls Amaudruts Angabe richtig ist.

Für *Helix pomatia* wird der Verlauf dieser Subcerebralkommissur von Bang, wie folgt, angegeben: sie entspringt lateral aus dem Cerebralganglion zwischen dem Nervus labialis externus und dem Cerebropedalkonnektiv, letzterem etwas näher gelegen, verläuft dann ein Stück weit frei, um dann an die Cerebralarterie heranzutreten, mit der sie durch das umgebende Bindegewebe fest verknüpft ist. Am Pleuralganglion verläßt sie die Arterie, tritt zwischen Cerebropleural- und Cerebropedalkonnektiv hindurch, läuft dem Pedalganglion dorsal aufliegend bis zur Aorta, tritt unter dieser hindurch und geht auf der anderen Seite auf dem gleichen Wege zur anderen Ganglienhälfte zurück.

Eine auffallende Anomalie konnte Eckardt (2288) bei *Vitrina diaphana* beobachten, wo er ein doppeltes Cerebropedalkonnektiv fand. Es scheint ihm nicht unmöglich, daß darin ein Atavismus zum Ausdruck kommt, der an die ehemalige Vierzahl der Pedalganglien erinnert, wie solche aus der doppelten Pedalkommissur geschlossen worden ist. Mir scheint doch eine rein zufällige Variation vorzuliegen.

δ) Gliederung der Cerebralganglien (S. 264).

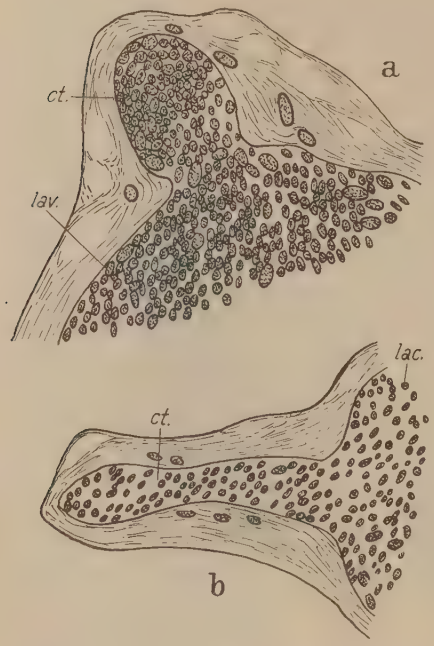
Die Gliederung der Cerebralganglien bei *Helix pomatia* ist in neuerer Zeit durch Schmalz, Bang und Kunze genauer untersucht worden,

und die von ihnen gebrauchten Bezeichnungen Proto-, Meso- und Metacerebrum verdienen den Vorzug vor den älteren Benennungen Böhmigs, Fischers, Nabias' und Simroths. Der wichtigste und wohl ursprünglichste Abschnitt ist das Metacerebrum, denn es ist nach Kunzes histologischen Untersuchungen als die eigentliche Zentrale des ganzen Nervensystems zu betrachten, da einmal alle anderen Zentren damit in Verbindung stehen und dann sämtliche Cerebralnerven dort ihre Wurzel haben. Die Mesocerebra sind nur vorgeschobene Teile der metacerebralen Zellrinde, bedingt durch das Anwachsen der metacerebralen Zellen und die dadurch nötig werdende Größenzunahme. Das Protocerebrum enthält die chromatischen Zellen (s. unten), deren Achsenfasern (protocerebrale Punktsubstanz) zum Metacerebrum und zwar dessen vorderen, sensorischen Gebiet verlaufen, wo sie erst mit den Endverzweigungen der Sinnesnerven in Verbindung treten. Es ist klar, daß eine solche morphologische Gliederung, die bei *Helix* gleichsam nur aus raumökonomischen Gründen auftritt, nicht notwendig überall vorhanden sein muß. So konnte Matthes (2423) bei *Helix pisana* keine äußerlich sichtbare Teilung feststellen, wohl aber eine innerliche in der Anordnung der Zellelemente. Ebenso fehlt sie bei *Buliminus* und bei den Vitrinen. Mistretta (2432) gibt für *Helix aspera* an, die Cerebralganglien beständen aus einer zentralen Masse und vier Lobi (Lobus anterior, lateralis internus, lateralis externus und posterior), doch sollen der Lobus lat. ext. und Lobus post. zusammen dem Postcerebrum (= Metacerebrum) entsprechen. Es liegt nicht der geringste Grund vor, diesen Komplex weiter zu teilen. Bei *Stenogyra* fand Wille vier „Lappen" (Fig. 309). Der 1., 3. und 4. (vom Vorderrand gezählt) würden ihrer Lage und Form nach gut mit den drei Abschnitten des *Helix*gehirns übereinstimmen. Für den vierten Abschnitt (der 2. von vorn) scheint mir aber so viel als gewiß, daß er dem Laterallappen oder Lobus accessorius entspricht, wie ein solcher den Pulmonaten ziemlich allgemein zukommen dürfte. Dieser Laterallappen ist nicht mit dem Protocerebrum gleichzusetzen, wie dies Schumann tut, wenn er auch diesem meist unmittelbar anliegt und äußerlich oft nicht davon zu trennen ist. Ebenso dürfte Eckardts Angabe für *Vitrina* zu deuten sein; er konnte eine Dreiteilung der Cerebralganglien nicht feststellen, denn ein dem Protocerebrum entsprechender Teil liege als halbkugelige, nervenfreie Region der Hauptmasse seitlich angegliedert. Diese Beschreibung und noch mehr die Abbildung dazu lassen keinen Zweifel, daß es sich um einen, hier deutlicher abgesetzten Laterallappen handelt, der allerdings nicht, wie nochmals erwähnt sei, dem Protocerebrum gleichgesetzt werden darf.

Die Entstehung dieses Lobus accessorius geht auf die Cerebraltuben zurück, deren Grund sich zur Blase erweitert und in der Regel unter Verlust des übrigen Ganges sich abschnürt. Bei *Gadinia* ist nach Schumann auch beim erwachsenen Tier das Lumen des Bläschens noch vorhanden, und es scheint, als sei dies bei allen Basommatophoren der Fall.

Pelseneer schreibt zwar auch *Helix* ein solches Lumen noch zu, doch erwähnen weder Bang noch Kunze etwas davon. Bemerkenswert aber ist, daß bei *Gadinia* auch die Cerebraltuben zeitlebens erhalten bleiben und bis unter die Haut reichen, wo sie dann allerdings obliterieren. In Rudimenten finden sich die Cerebraltuben aber auch bei anderen Arten. So beschreibt sie Bang von *Helix pomatia* und *Arion empiricorum*, wo sie in Form eines kleinen Zapfens oder eines Höckers dem Protocerebrum seitlich ansitzen (Fig. 312). Das Gebilde gleicht äußerlich einem Nerv, wofür es auch Schmalz (2476) hielt und als Nervus cutaneus cephalicus beschrieb, und wird von den gleichen Zellelementen wie das Protocerebrum aufgebaut. Da sich aber keine längsverlaufenden Fasern in dem Anhang finden, kann es sich um keinen Nerven handeln. Ganz die gleiche Bildung dürfte nun auch bei *Stenogyra decollata* vorliegen. Ich deutete bereits oben den zweiten Hirnlappen als Lobus accessorius, aus dem dann allerdings nach Willes Darstellung ein ganz feiner Nerv entspringen würde. Es scheint mir sicher, daß es sich auch hier nicht um einen Nerven, sondern um den Rest der Cerebraltuben handelt.

Fig. 312.



Schnitt durch das Protocerebrum mit Cerebraltuben a) von *Helix pomatia*; b) von *Arion empiricorum*. — *ct.* Cerebraltuben; *lac.* Lobus accessorius. — Nach Bang.

Auffällig ist, daß nach Häckel bei *Chilina* kein Laterallappen vorhanden sein soll. Ob er gänzlich fehlt oder nur äußerlich nicht erkennbar ist, ließe sich nur durch eine histologische Untersuchung feststellen.

b) **Die Nerven** (S. 268).

Am genauesten sind die Verhältnisse in neuerer Zeit an *Helix pomatia* (Schmalz, Bang, Kunze) untersucht worden. Es wäre wünschenswert, wenn die dort aufgestellte Benennung der verschiedenen Nerven, die z. T. auf Meisenheimer (2026) zurückgeht, überall Anwendung fände, wofür allerdings stets mehr auf die Innervationsgebiete und weniger auf die Ursprungsstelle am Ganglion acht zu geben wäre, eine Forderung, die schon Simroth (S. 268) besonders betont, ohne daß ihr seither überall in genügender Weise nachgekommen würde.

1. Die Cerebralnerven (S. 268).

Wenn auch die Befunde an *Helix* im wesentlichen mit den früheren Angaben übereinstimmen, so mögen die Nerven, besonders der Nomenklatur wegen, nochmals angeführt sein mit kurzer Angabe ihrer Innervationsgebiete.

1. Nervus olfactorius (Riechnerv), zum oberen Tentakel, in dessen Spitze er ein Ganglion (G. olfactorium) bildet.

2. Nervus opticus (Augennerv), dem vorigen parallel zum Auge.

3. Nervus peritentacularis externus (äußerer Tentakelscheidennerv), zur Außenseite der Scheide des oberen Tentakels.

4. Nervus peritentacularis internus (innerer Tentakelscheidennerv).

5. Nervus labialis externus (äußerer Lippennerv), zur Muskulatur unterhalb und seitlich des Mundes.

6. Nervus labialis medianus (mittlerer Lippennerv), für die unteren Tentakel und Mundlappen.

7. Nervus labialis internus (innerer Lippennerv), zur Muskulatur oberhalb und seitlich des Mundes und zur Haut zwischen den Fühlern.

8. Nervus arteriae cerebralis (Cerebralarteriennerv), zur Arteria cerebralis.

9. Nervus staticus (Statocystennerv), zur Statocyste. — Die Bezeichnung „Nervus acusticus“ ist, ebenso wie „Otocyste“, zu vermeiden, da es sich ja gar nicht um ein Gehörorgan handelt.

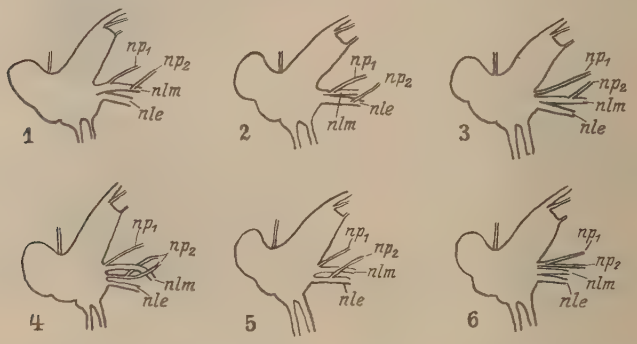
10. Nervus penis (Penisnerv).

Der von Schmalz angeführte Nervus cutaneus cephalicus ist, wie schon erwähnt (S. 848), der Rest der Cerebraltuben und kein Nerv. Ebenso ist der Nervus arteriae cerebralis, wenigstens wie ihn Schmalz beschreibt, kein Nerv, sondern die Subcerebralkommissur. Nach Bang ist aber ein solcher Cerebralarteriennerv doch vorhanden und entspringt dicht hinter dem N. lab. ext. Ob er ein immer isoliert aus dem Ganglion entspringender Nerv ist, bleibt vorerst ungewiß, da er bisher von anderen Arten nicht gemeldet wurde, was immerhin verwunderlich erscheinen kann, da er dem N. peritent. int. an Stärke gleichkommen soll. Bang gibt als weiteren Nerv noch den Nervus musculi retractoris tentacularis an. Da er ein Seitennerv des Olfactorius ist, der diesen im ersten Drittel verläßt, möchte ich ihn nicht eigentlich als Cerebralnerven anführen.

N. olfactorius und N. opticus bilden öfters unmittelbar am Ganglion einen kurzen gemeinsamen Stamm. Noch wechselnder ist der Ursprung des N. penis, der nach Schmalz aus zwei Nerven bestehen soll. Es finden sich alle Übergänge zwischen zwei gleich starken und zwischen einem relativ starken und einem recht schwachen Penisnerven. Entweder treten beide gesondert auf oder beide sind Seitenäste des N. lab. med. oder N. lab. ext. oder nur einer entspringt aus dem Ganglion, der andere von einem der Lippennerven (Fig. 313). Ich glaube aus diesem Verhalten schließen zu können, daß die Spaltung der sekundäre Zustand ist.

Mit dieser für *Helix* gegebenen Aufstellung, die zugleich als Schema für die Stylommatophoren allgemein gelten kann, stimmen auch die Angaben für andere Arten überein. Die Benennung ist freilich wechselnd genug, doch läßt sich, wo das Innervationsgebiet angegeben ist, mit ziemlicher Sicherheit die Identität feststellen. An Besonderheiten sei nur folgendes erwähnt. Bei *Vitrina* (Eckardt, 2288) entspringt der Penisnerv nicht am Cerebralganglion, sondern am rechten Pedalganglion unmittelbar an der Mündung des Cerebropedalkonnektives. Wir hätten hier also das ursprüngliche Verhalten; denn daß auch bei allen übrigen Arten der Penis nur scheinbar aus dem Cerebralganglion entspringt, in Wirklichkeit

Fig. 313.



Helix pomatia. Wurzel der Penisnerven in ihrer verschiedenen Variation. — *nle* Nervus labialis externus; *nlm* Nervus labialis medianus; $np_{1,2}$ Penisnerv. — Nach Schmalz.

aber seine Wurzel im Pedalganglion hat, ist schon länger bekannt. Interessant ist, daß Eckardt bei einer *Vitrina pellucida* den Penisnerv aus dem Konnektiv nahe dem Cerebralganglion entspringen sah. Nach Wille ist bei *Stenogyra decollata* der N. penis ein Seitenast eines Nerven, den ich als N. labialis internus ansprechen möchte. Nach den wechselnden Verhältnissen bei *Helix* zu urteilen, ist eine solche Abzweigung wohl denkbar und nicht sehr verwunderlich. Wiederholt findet sich der N. olfactorius und N. opticus auf eine mehr oder weniger weite Strecke hin vereinigt und letzterer löst sich bisweilen erst kurz vor dem Ganglion olfactorium los. So fand es z. B. Wille bei *Stenogyra*. Und endlich wird ein Nervus retractoris pharyngealis bei *Vitrina* und *Buliminus* angegeben, der bei beiden Arten am hinteren Teil des Cerebralganglions entspringt und an den Pharynxretraktor tritt. Wir kennen einen solchen Nerven bisher nur von *Daudebardia*, wo er nach Plate (954) dicht neben dem Cerebrobuccalkonnektiv (nicht Buccalkommissur, wie Simroth S. 269 angibt) entspringt. Er dürfte also nur vereinzelt als isolierter Nerv zu finden sein. Auf sein mögliches Ursprungsgebiet kommen wir weiter unten zu sprechen (S. 854).

Für die Basommatophoren liegen, soweit ich sehe, von neueren Arbeiten nur Schumanns Angaben über *Gadinia* vor, die allerdings nicht recht klar sind. Er führt fünf Cerebralnerven an und zwar:

Nervus opticus,

Drei Kopflappennerven, die man als

N. capitis lateralis, zu der vor den Augen gelegenen Region,

N. capitis superior, zu den oberen Teilen der Kopflappen,

N. capitis inferior, zu den ventralen Abschnitten des Kopfes,

bezeichnen könnte.

Nervus staticus, der zwar nicht aufgefunden werden konnte, aber in Analogie zu anderen Pulmonaten als sicher vorhanden angenommen wird. Den Ursprung eines erst vom Vas deferens an beobachteten Penisnerv konnte Schumann nicht finden, so daß unsicher bleibt, ob seine Austrittsstelle am Cerebral- oder Pedalganglion liegt.

Unter den Soleoliferen endlich konnte ich neuerdings die Nerven bei Vaginuliden untersuchen (Fig. 311). Die Verhältnisse stimmen mit denen von *Helix* im wesentlichen überein. Ich fand:

a) N. olfactorius + N. opticus, beide, ähnlich wie bei *Stenogyra*, bis kurz vor das Ganglion olfactorium, das, wie schon früher erwähnt, Keller (2375) fälschlich als Ganglion opticum bezeichet, als einheitlicher Nerv. An Querschnitten (Fig. 307) erkennt man aber, daß beide Faserbündel deutlich getrennt und nur von einer gemeinsamen Hülle umgeben sind.

b) N. peritentacularis, im Gegensatz zu *Helix* nur in der Einzahl.

c) N. labialis externus, medianus, internus, mit den gleichen Innervationsgebieten wie bei *Helix*.

d) N. staticus.

e) N. penis.

Es liegen also sieben (rechts acht) Cerebralnerven vor.

2. Die Visceralnerven (S. 271).

Die neuesten Untersuchungen für *Helix* ergeben folgendes, wobei die Pleuralganglien zunächst unberücksichtigt bleiben mögen:

a) Rechtes Parietalganglion mit N. pallialis dexter externus und internus, zum rechten Mantel, und N. aortae, ein äußerst feiner Nerv, der zunächst an die Aorta tritt und dann seine Endzweige am Boden der Lungenhöhle ausbreitet.

b) Linkes Parietalganglion mit N. pallialis sinister zum linken Mantel.

c) Visceralganglion mit

α) N. analis, der sich mehrfach spaltet und außer Harnleiter und Rectum auch Teile des Mantels innerviert.

β) N. intestinalis mit Ästen an die Genitalien, Niere, Leber, Pericard und einen Teil des Darmes.

γ) N. cutaneus pallialis, der die Haut und die hinteren, muskulösen Partien des Mantels versorgt. Sein Innervationsgebiet ist also ein größeres

als bisher angenommen wurde. Nach Schmalz soll auch er aus dem linken Parietalganglion entspringen, doch zeigt Kunzes histologische Untersuchung, daß er dem Visceralganglion angehört, wo seine Austrittsstelle an der äußersten linken Seite liegt.

Die Angaben für andere Stylommatophoren stimmen mit obigen fast ausnahmslos im Prinzip überein. Nur der N. aortae wird nirgends angeführt, doch dürfte er seiner Feinheit wegen wohl nur übersehen worden sein. Bei *Vitrina* gibt Eckardt nur zwei Nerven am Abdominalganglion an. Ob der relativ schwache 3. Nerv, der N. cut. pall., ganz fehlt, bleibt trotzdem noch ungewiß, da er möglicherweise nur nicht aufgefunden worden ist.

Weit weniger klar liegen die Verhältnisse dort, wo eine stärkere Verschmelzung der Ganglien der Visceralkette eingetreten ist. So gibt Schumann bei *Gadinia peruviana* 12 Visceralnerven an und zwar:

a) Linkes Ganglion (= l. Pleuralganglion + l. Parietalganglion). Vier Pallialnerven zu den verschiedenen Abschnitten der linken Mantelseite. Da bei *G. garnoti* der erste und zweite N. pall. Äste eines gemeinsamen Stammes sind, dürfte das Verhalten der *G. peruviana* ein sekundäres sein, d. h. es würde nur drei Pallialnerven geben.

b) Rechtes Ganglion (= r. Pleural- + r. Parietalganglion). Ein starker Pallialnerv, ein Nerv zur Vagina und ein feiner Nerv, der zwischen den Retraktoren des Pharynx verschwindet, ohne daß sicher ermittelt werden konnte, ob diese Muskeln durch ihn innerviert werden. Wir hätten also auch hier drei Nerven, die freilich nicht denen der linken Seite ohne weiteres entsprechen.

c) Abdominalganglion mit vier weiteren Pallialnerven und einem Genitalnerven.

Somit würden also im ganzen 11 Nerven vorhanden sein, eine für Pulmonaten recht hohe Zahl. Nun haben aber mehrere Nerven so eng benachbarte Austrittsstellen am Ganglion, daß man wohl hier und da eine sekundäre, bis zur Wurzel reichende Spaltung eines einheitlichen Nerven annehmen darf, so daß die Zahl sich der normalen mehr nähert. Eine Nachuntersuchung vor allem auf histologischer Grundlage wäre also sehr erwünscht.

Die bisher noch recht unsicheren Verhältnisse bei den Vaginuliden konnte ich kürzlich einigermaßen aufklären. Im ganzen zählte ich 11 Visceralnerven (Fig. 314), wobei aber ganz sicher sekundäre Spaltungen vorliegen, da schon nächstverwandte Arten wechselnde Zahlen zeigen. Ich fand:

N. cutaneus und N. pallialis primus, beide vermutlich früher ein einheitlicher Nerv.

N. pallialis secundus et tertius, links mit getrennter, rechts in der Regel mit einheitlicher Wurzel, selten auch dort getrennt, woraus hervorgeht, daß die Einheitlichkeit das primäre ist.

N. intestinalis.

N. pallialis quartus dexter mit dem N. genitalis und N. analis als Seitenäste.

N. pallialis quartus sinister, bisweilen mit doppelter Wurzel, entstanden durch bis zum Ganglion reichende Abspaltung des dem N. genitalis entsprechenden Seitenastes.

Die Innervationsgebiete ergeben sich aus den Namen. Bemerkenswert ist nur noch, daß der N. pall. quart. jederseits fast bis zur Schwanzspitze zu verfolgen ist und dabei etwa 8 Seitenäste abgibt.

Fig. 314.

Meisenheimeria alte. Visceralganglienkette mit den Wurzeln ihrer Nerven. — *cb. visc.* Cerebro-Visceralconnectiv; *n. cut.* Nervus cutaneus; *n. int.* Nervus intestinalis; *n. pa. I—IV* Nervi palliales; *visc. ped. c.* Visceropedalconnectiv. — Vergr. 31:1. Nach Hoffmann.

Mit Hilfe dieser Nerven glaubte ich die verschiedenen Abschnitte der hier ja fast einheitlichen Visceralkette mit denen anderer Pulmonaten identifizieren zu können (s. S. 844). Dann würde jenem, dem Pleuralganglion entsprechenden Abschnitt jederseits ein Nervenpaar entspringen, also den Ganglien, die bisher ohne Ausnahme als nervenlos galten. In diesem Falle allerdings wird es nicht wundernehmen, daß die Pleuralganglien doch Nerven abgeben, da die weitgehende Verschmelzung ohne weiteres den Übertritt von Nerven in diesen Abschnitt erklärt. So entspringen ja auch bei *Gadinia* aus dem verschmolzenen Pleuro-Parietalganglion am Vorderrand Nerven, also an den Teilen, die den Pleuralganglien entsprechen. Um so erstaunlicher ist es, daß Schmalz und nach ihm Bang und Kunze bei *Helix* Nerven am Pleuralganglion angeben und zwar jederseits einen Nervus musculi columellaris und einen Nervus musculi retractoris pharyngealis. Ersterer kann bisweilen bis zum Ganglion hin gespalten sein und so als dritter Nerv erscheinen. Nun fand Kunze, daß die Fasern des N. musc. retr. phar. bis zum Pleuropedalkonnektiv, in

einigen Fällen sogar bis zum Pedalganglion selbst verlaufen, so daß dort oder wenigstens im Konnektiv das Ursprungsgebiet dieses Nerven liegt. Ich erwähnte schon oben (S. 850), daß bei *Vitrina* und *Buliminus* ein solcher Pharynxretraktornerv aus den hinteren Teilen des Cerebralganglions entspringt. Ich möchte vermuten, daß auch deren Ursprung nicht dort, sondern im Pedalganglion oder dem Konnektiv zu suchen ist. Eine histologische Untersuchung müßte allerdings diese Vermutung erst bestätigen.

Für den zweiten „Pleural"nerven kommen aber drei Ursprungsstellen in Betracht, die eine im Pleuropedalkonnektiv, die zweite im Parietalganglion und die dritte in der Punktsubstanz des Pleuralganglions selbst. Hier würde also ein Nerv vorliegen, der wenigstens zum Teil diesem Ganglion direkt entspringt. Die beiden anderen Wurzeln scheinen mir indessen anzudeuten, daß dies ein sekundäres Verhalten ist, daß also auch dieser Nerventeil ursprünglich dem Pedal- oder Parietalganglion zugehört. Mag also auch die Bedeutung der Pleuralganglien als reine Kommissuralganglien früher allgemein gewesen sein, so kann sie heute nicht mehr ausnahmslos gelten. Auffallend bleibt, daß bei *Helix* trotz wiederholter Untersuchung bisher nichts von diesen „Pleural"nerven gefunden worden ist. Sie mögen aber wegen ihrer Kleinheit übersehen worden sein. Bei *Cerion glans* sollen nach Richter*) ebenfalls diese beiden Nerven des Pleuralganglions vorhanden sein. Die nur makroskopisch vorgenommene Untersuchung vermag allerdings keine Sicherheit zu geben, ob es sich wirklich um Pleuralnerven handelt.

Nach Watson (2535) entspringen bei *Apera* vom Pleuro-Pedalkonnektiv und vom Pleuralganglion eine Anzahl Nerven, die dem Pedalsystem angehören. Ganz ähnliches wird von manchen Oleaciniden und *Rhytida inaequalis* berichtet. Alles dies deutet sehr darauf hin, daß eine Tendenz besteht, den Pleuralganglien Nerven von den benachbarten Ganglien zu übertragen, die zunächst ihre Wurzeln noch in den Nachbarganglien beibehalten und erst vereinzelt das Ursprungsgebiet in die Pleuralganglien verlegt haben, eine Tendenz, die in der fortschreitenden Konzentration der Ganglien überhaupt ihre Begründung finden würde.

Mistrettas Darstellung für *Helix aspersa*, bei der am Pleuralganglion drei starke Nerven entspringen sollen, ist zu unsicher, um zu weiteren Schlüssen zu berechtigen. Ich möchte sogar an der Richtigkeit stark zweifeln, da diese Nerven früheren Untersuchern kaum entgangen sein können. Es dürfte sich um Pedalnerven handeln.

3. Die Pedalnerven (S. 273).

Die Zahl der Pedalnerven wird verschieden angegeben, meist 7 bis 9, und nur Wille führt für *Stenogyra* 11 bis 13, Schmalz für *Helix* 15 an.

*) Richter, Karl, Anatomie von *Cerion glans*. — Jen. Zeitschr. Nat. Wiss. im Druck (Lit.-Verz. 2673).

Dabei ist meist eine schärfere Scheidung in Seiten- und Sohlennerven nicht durchgeführt und, wie schon Simroth (S. 276) angibt, meist kaum möglich. Die Unsicherheit in der Zahl erklärt sich daraus, daß die Nerven bald getrennt, bald gemeinsam entspringen. Bei *Helix* gibt Schmalz an:

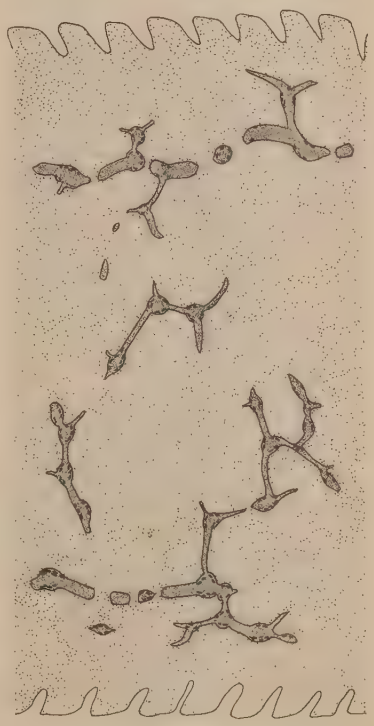
N. cutaneus pedalis primus—tertius;
N. arteriae pedalis anterior et posterior;
N. musculi pedalis I—X.

Schumann fand bei *Gadinia* nur drei Pedalnerven jederseits und außerdem einen Nerv, der sich in die mittleren Teile des die Körperwand bildenden Kolumellarmuskels begibt und von ihm als N. parietalis bezeichnet wird.

Bei Vaginuliden zählte ich in der Regel jederseits 7 Pedalnerven. Von diesen gehen 5 am Vorder- und Seitenrand des Ganglions ab nach den Fußseiten und der Sohle, mit Ausnahme des zweiten von vorn, der mit dem einen Ast den Tentakel-Kopfretraktor, mit dem anderen den Hals versorgt. Der letzte Pedalnerv ist der stärkste; er zieht mit dem N. pall. quart. nach hinten und gibt in ziemlich regelmäßigen Abständen jederseits etwa 16 Seitenäste zur Sohle ab.

Diese Sohlennerven bilden in dem Gewebe der Sohle das von anderen Pulmonaten her bekannte Netzwerk, in dessen Knotenpunkten kleine Ganglien liegen. Die Anordnung dieses Netzwerkes bei Vaginuliden (Fig. 315) gleicht etwa dem von *Limax*, d. h. beiderseits verläuft ein etwas stärkerer Strang. Bei *Helix pomatia* konnte Schmalz die älteren Befunde Biedermanns und Simroths durchaus bestätigen. Das Netzwerk ist hier ziemlich unregelmäßig und ohne besonders hervortretende Nervenstränge (Fig. 316).

Fig. 315.



Meisenheimeria alte. Flachschnitt durch die Sohle. Vergr. 30:1. Nach Hoffmann.

Daß bei *Vitrina* der Penisnerv vom Pedalganglion oder wenigstens vom Cerebropedalkonnektiv entspringt, wurde schon oben (S. 850) erwähnt. Es ist aber auch von den übrigen Formen bekannt, daß die Fasern der Penisnerven nur scheinbar aus den Cerebralganglien kommen, ihre Wurzeln aber im Pedalganglion haben.

4. Die Buccalnerven (S. 279).

Am unsichersten sind immer noch die aus den Buccalganglien entspringenden Nerven, die zum Teil wegen ihrer Kleinheit übersehen, zum Teil überhaupt nur oberflächlich untersucht worden sind. Für *Helix pomatia* führt Schmalz folgende Nerven an:

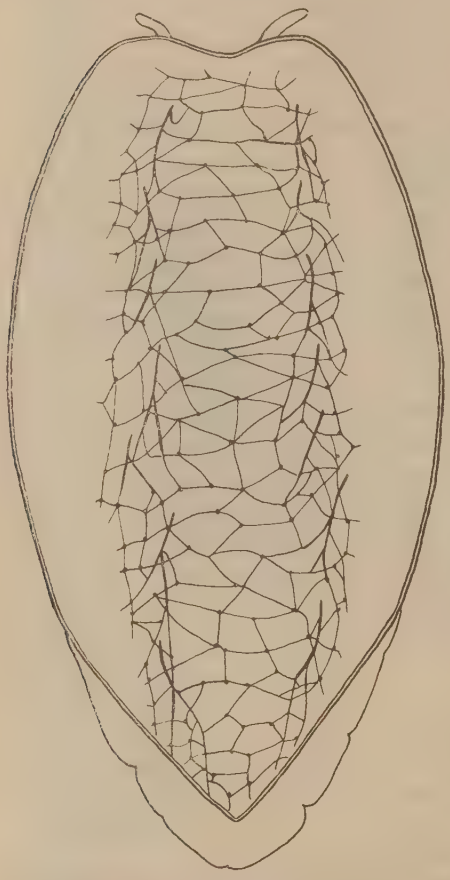
N. pharyngealis primus—tertius, zur Pharynxmuskulatur.

N. gastricus anterior (s. oesophagealis), zum Oesophagus.

N. gastricus posterior (s. gastricus), zum Darm bis zur Leber und zum Teil zu dieser selbst.

N. glandulae salivalis, zur Speicheldrüse.

Fig. 316.



Helix pomatia. Die feineren Verästelungen der Fußnerven mit dem Nervennetz der Fußsohle. Nach Schmalz.

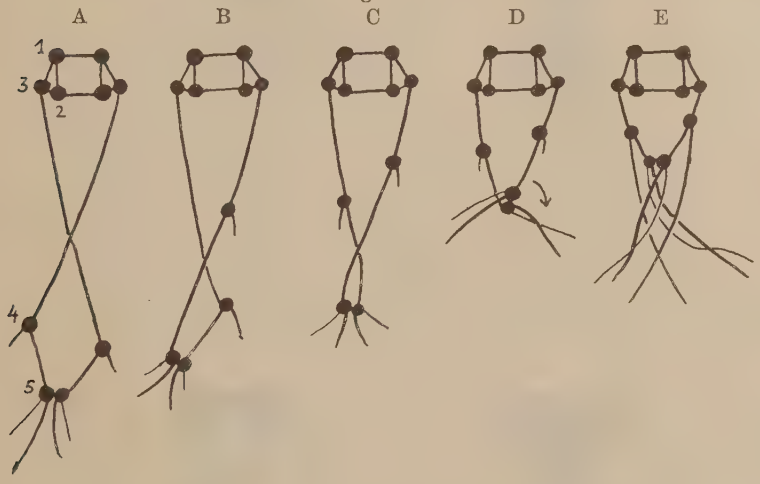
Diese Verhältnisse dürfen als Norm gelten, höchstens von der Zahl der N. pharyngeales abgesehen, die vielleicht sogar individuell schwanken kann. So fand ich bei Vaginuliden außer den drei gastrischen, fünf Pharynxnerven. Nach Beck scheint bei *Buliminus* der N. gland. sal. ein Seitenast des N. oes. zu sein. Auch soll dort nur ein N. phar. vorkommen, was ich zunächst noch bezweifeln möchte. Bei *Vitrina* gibt Eckardt nur einen gastrischen Nerven an, doch möchte ich glauben, daß er einen zweiten und dritten wohl nur übersehen hat. Für irrig halte ich auch Willes Angabe für *Stenogyra*, nach der nur fünf N. phar., aber kein gastrischer Nerv existieren soll. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß der fünfte N. phar. der N. gastr. ist. Bemerkenswert ist, daß bei *Arion empiricorum* nach Schmalz dem N. gastricus kurz vor der Leber ein kleines Ganglion eingelagert ist.

5. Verlust der Chiastoneurie bei den Pulmonaten.

Der Ansicht, der Prozeß der Detorsion habe bei *Chilina* eben begonnen und sei bei allen übrigen Pulmonaten durchgeführt, so daß diese

wieder ein sekundär symmetrisches Nervensystem ohne Kreuzung der Visceralschlinge besäßen, wurde von Naef*) entgegengetreten. Da Lage und Form des Eingeweidesackes der Pulmonaten durchaus die gleiche sei wie bei den Prosobranchiern, könne nicht eine Rückdrehung, die ziemlich erheblich sein müßte, Ursache der Auflösung der Chiastoneurie sein. Die Parietalganglien seien vielmehr entlang ihrer Konnektive nach vorn gerückt. Merker (2427) greift die Naefsche Theorie auf und baut sie weiter aus. Bei der Wanderung der Parietalganglien kommt die Chiastoneurie zunächst hinter sie zu liegen (Fig. 317 C). Die Entkreuzung kann

Fig. 317.



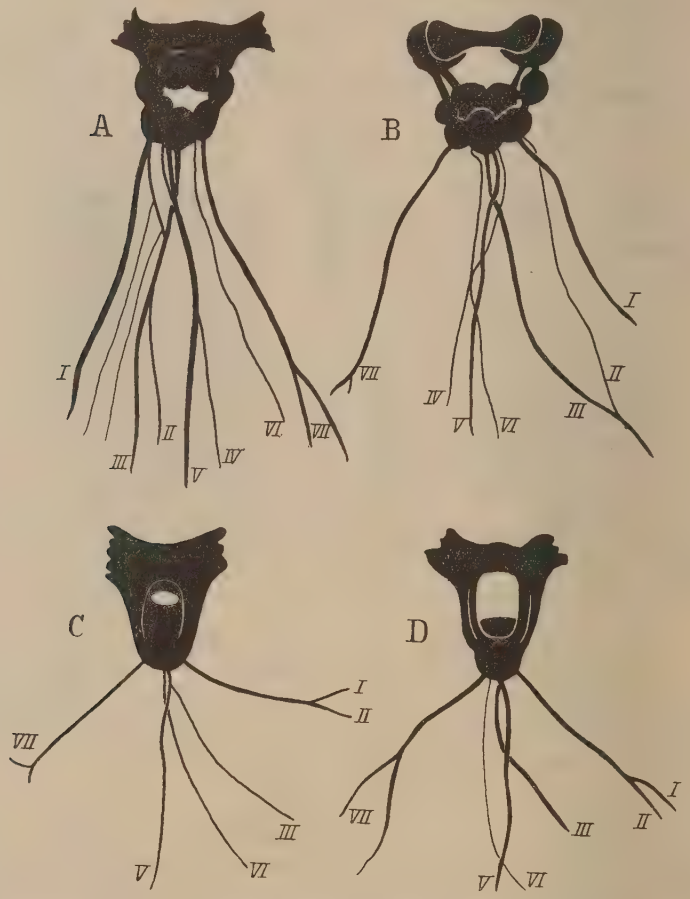
Auflösung der Chiastoneurie der Pulmonaten. Schema.
1 Cerabral-, 2 Pedal-, 3 Pleural-, 4 Parietal-, 5 Visceralganglien;
A. Prosobranchier (monotocard); B. *Chilina*; C. und D. Verkürzung der Pleuro-Parietalconnective und Drehung der Visceralganglien um 180°; E. Urpulmonat mit aufgelöster Chiastoneurie, aber mit Überkreuzung der Parietal- und Visceralnerven. — Nach Merker(-Naef).

aber erst durch eine Drehung der Visceralganglien um 180° erfolgen (Fig. 317 C, D), was dann eine Kreuzung der Visceralnerven bedingt (Fig. 317 E). Tatsächlich ist eine solche bei Basommatophoren (*Planorbis*, *Lymnaea*, Fig. 318 A, B) noch deutlich sichtbar. Bei den Stylommatophoren fehlt eine äußerlich erkennbare Überkreuzung. Die Wurzeln der Visceralnerven liegen aber dicht beieinander (Fig. 318 C, D), bei *Helix* schon mehr über- als nebeneinander (Fig. 318 D und Fig. 319). Die Visceralnerven verlieren also ihre Kreuzung dadurch, daß ihre Kerne sich im Ganglion übereinander hinwegschieben. Für die äußeren Nerven des Visceralganglions ist diese Auflösungsweise der Chiastoneurie schon schwie-

*) Naef, A., Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. I. Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. — Ergeb. Fortschr. Zool. III. 1911 (Lit.-Verz. 2674).

riger. Die Verschmelzung des Aortennervs der Basommatophoren mit dem N. intestinalis, sowie das nahe Zusammenrücken der Wurzeln des N. cutaneus und N. analis kann aber als Vorbereitung zu einem erleichterten Austausch der Kerne gedeutet werden.

Fig. 318.

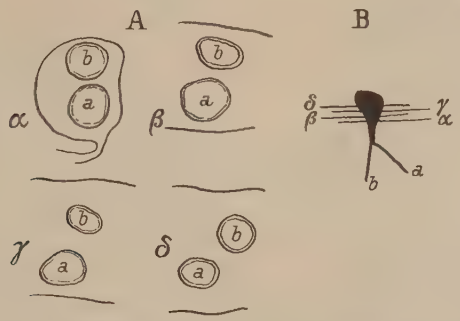


Gangliensysteme von: A. *Planorbis corneus* (Situs invers.); B. *Lymnaea stagnalis*; C. *Limax maximus*; D. *Helix pomatia*. Schemata. — I u. II N. pallialis dexter externus und internus [in A) N. pall. sinister]; III N. analis; IV N. aortae; V N. intestinalis; VI N. cutaneus; VII N. pallialis sinister [in A) N. pall. dexter]. Nach Merker.

Einen ganz anderen Weg aber mußten die Parietalnerven einschlagen, die ja notwendigerweise auch nach dem Vorwandern der Ganglien gekreuzt sein mußten (Fig. 317 E). Ein Austausch der Zentren ist hier ausgeschlossen, da ja andernfalls die Nerven durch das ganze Visceralganglion gewandert sein müßten, wofür kaum Anhaltspunkte gegeben sind.

Nach Kunze (2397) entstammt zwar ein Teil der Fasern der Parietalnerven aus dem Visceralganglion. Da aber gleichzeitig auch das Pleuralganglion einem Teil der Fasermasse den Ursprung gibt, so kann darin schwerlich ein Beweis für einen Austausch der Ganglienkerne erblickt werden. Merker vertritt vielmehr die wohl berechtigtere Ansicht, daß die Kreuzung dadurch aufgehoben wurde, daß die Innervationsgebiete der Parietalganglien ausgetauscht wurden. Dies geschah dadurch, daß

Fig. 319.



A. 4 Schnitte durch das Visceralganglion von *Helix pomatia*, die die Überkreuzung der Nerven *a* (N. analis) und *b* (N. intestinalis) erkennen lassen. Schematisch; das Schema B. erläutert die Schnittführung. Nach Merker.

die gekreuzten Nerven neue Seitenäste bildeten, die dann auf Kosten des Hauptnerven immer stärker wurden, bis schließlich letzterer gar nicht mehr ausgebildet zu werden brauchte. So kann man annehmen, daß der N. pall. dext. ext. (II der Fig. 318) der Basommatophoren nicht der alte, ursprünglich gekreuzte Parietalnerv ist, sondern einer der jüngeren Seitenäste desselben. Die Veränderungen spielen sich also lediglich in den peripheren Teilen der Parietalnerven ab, die Wurzeln aber bleiben völlig unberührt.

c) Histologischer Bau des Schlundrings (S. 279).

1. Allgemeine Histologie (S. 280).

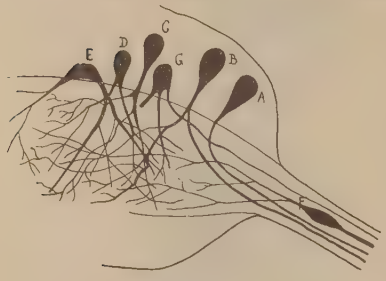
Neben Kunzes Arbeiten behandeln vor allem solche Legendres (1101—1104, 2409—2413) den histologischen Aufbau der Nervenelemente. Die von Nabias erstmalig durchgeführte Trennung der Nervenzellen in zwei Sorten, gewöhnliche Ganglienzellen oder Zellen vom Typus I und kleine, rundliche, chromatische Zellen vom Typus II, wird allgemein bestätigt und beibehalten.

Die gewöhnlichen Ganglienzellen sind unter sich an Größe sehr verschieden. Sie wechseln etwa zwischen 20 μ und 300 μ und werden meist in vier Größenordnungen unterschieden: kleine, mittelgroße, große und

Riesenzellen. Ihnen gegenüber stehen die etwa 6 bis 7 μ im Durchmesser haltenden chromatischen Zellen.

Die Gestalt ist meistens eine mehr oder weniger birnenförmige. In der Regel sind die Zellen unipolar, doch finden sich vereinzelt auch bi- und multipolare Zellen (Fig. 320). Auch bei letzteren gehen alle Fortsätze meist von demselben Pol aus, so daß die Birnenform fast durchgängig erhalten bleibt. Nach Haller (2101) senden die multipolaren Zellen außer einem starken, längeren Fortsatz am zentralen Pol, der in die Punktsubstanz zieht, zahlreiche kleinere aus, die am übrigen Zellkörper entspringen und eine Verbindung mit den Nachbarzellen vermitteln. Ähnlich wird es von ihm auch für die chromatischen Zellen beschrieben. Es ist weder vor noch nach Haller je ein solches Verhalten beobachtet worden, woraus auf die Unhaltbarkeit der Hallerschen Angaben geschlossen werden muß.

Fig. 320.



Schema der verschiedenen Nervenzellen einer *Helix*.

A unipolare, unverzweigte Zelle; *B* Zelle mit verzweigtem Achsenfaden, dessen einer Ast sich im Neuropil verzweigt, dessen anderer das Ganglion verläßt; *C* Zelle mit Achsenfaden, der sich im Neuropil verzweigt; *D* Zelle mit geteiltem Achsenfaden; *E*, *F* bipolare Zelle; *G* multipolare Zelle. Nach Legendre.

Der Kern ist in den Ganglienzellen stets in der Einzahl vorhanden, entgegen Rohde*), der zeitweilig vielkernige Protoplasmamassen beobachtete, eine Erscheinung, die er mit der Vermehrung der Ganglienzellen in Zusammenhang brachte. Zweikernige Zellen sind nach Legendre stets auf Fixierungsfehler zurückzuführen.

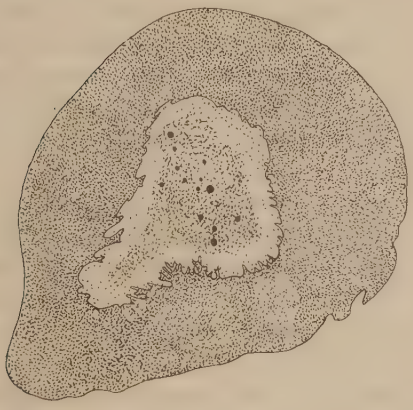
Die Größe des Kernes steht zur Größe der ganzen Zelle in einem Zusammenhang. Nach Nabias ergibt sich zwischen Zell- und Kerndurchmesser ein Verhältnis von 1,5 : 1. Dies ist ein Durchschnittsverhältnis, da sich nach Böhmig und Kunze bei größeren Zellen ein Verhältnis 1,67 : 1, bei kleineren 1,25 : 1 ergibt, d. h. die kleineren Zellen haben einen größeren Kern als die größeren Zellen. Besonders auffallend ist dies bei den chromatischen Zellen, deren Kern nur von einem außerordentlich feinen Plasmasaum umgeben ist.

Die Form des Kernes richtet sich im allgemeinen nach der Zellform und ist rund bis länglich-eiförmig. Die gelegentlich auftretende Nierenform des Kernes, die nach Legendre meist auf Fixierungseinflüsse zurückzuführen ist, dürfte eine physiologische Bedeutung haben. Auch die in großen Zellen öfters vorkommenden gelappten Kerne sind meist

*) Rohde, E., Ganglienzelkern und Neuroglia. — Arch. Mikr. Anat. XLVII. 1896 (Lit.-Verz. 2675).

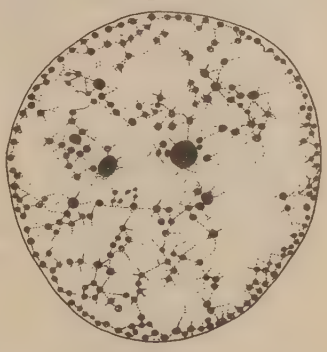
Artefakte, doch finden sich nach Kunze gelegentlich, besonders in den Riesenzellen, pseudopodienartige Kernfortsätze (Fig. 321) als natürliche Erscheinung, denen dann mit großer Wahrscheinlichkeit die Bedeutung zugemessen werden kann, die Kernoberfläche und damit die Fläche des Kontaktes zwischen Kern und Cytoplasma zu vergrößern. Eine Kernmembran ist überall vorhanden und erscheint als feine achromatische Hülle. Perforationen konnten, entgegen Rohde, von Legendre und Kunze nicht festgestellt werden.

Fig. 321.



Helix pomatia. Große Zelle aus dem Eingeweideganglion mit Kernfortsätzen. Das Cytoplasma ist schematisch angegeben. — Vergr. 658:1. Nach Kunze.

Fig. 322.



Helix pomatia. Kern einer großen Ganglienzelle. — Vergr. 1300:1. Nach Kunze.

Das Liningerüst des Kernes stellt sich als ein aus acidophilen Fädchen zusammengesetztes, unregelmäßiges Netzwerk dar (Fig. 322). Ihm sind die gewöhnlich kugeligen, etwa 2 μ großen Chromatinkörnchen und Nucleolen an-, nicht eingelagert. In den chromatischen Zellen ist die Gestalt der Chromatinkörner unregelmäßiger. Die Netzmaschen sind in der Nähe der Kernmembran und oft um die Nucleolen herum enger, und folglich sind dort die Chromatinkörner dichter gelagert. Nach Erhard (2296) zeichnen sich die Nervenzellen von *Helix* durch ein ungemein dichtes Kerngerüst aus. Auch Pflücke*) betont dieses, besonders im Gegensatz zu den Nackt- und Süßwasserschnecken, bei denen er ein bedeutend weitmaschigeres Liningerüst fand.

Die Nucleolen, — als solche gelten alle Gebilde im Kern, die größer als die Chromatinkörnchen sind, — zeigen meist eine Kugelgestalt, seltener sind sie unregelmäßig, was Erhard stets für Kunstprodukte erklärt.

*) Pflücke, M., Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Zeitschr. Wiss. Zool. LX. 1895 (Lit.-Verz. 2676).

Ihre Größe schwankt zwischen 6 bis 12 μ. In den chromatischen Zellen fehlen sie ganz; in den gewöhnlichen Ganglienzellen sind sie in der Ein- oder Mehrzahl vorhanden. Erhard fand bis zu 100 Stück, Kunze sogar öfters noch mehr. Nach Erhard sollen sie stets in das Liningerüst eingebettet sein, doch glaubt Kunze, ebenso wie bei den Chromatinkörnchen, nur eine Anlagerung annehmen zu sollen. An den größeren Nucleolen konnte sowohl Legendre (2412) wie Kunze eine basophile Randzone von einer schwach acidophilen zentralen Zone unterscheiden. Außerdem enthält die basophile Substanz vielfach Schrönsche Körnchen verschiedener Größe in Ein- oder Mehrzahl. Über die Natur dieser Einschlüsse, die Legendre als Vakuolen ansieht, herrscht noch völlige Unklarheit. Ein bei manchen Nucleolen auftretender Chromatinsaum deutet nach Kunze auf eine Verarbeitung von Chromatinsubstanz im Nucleolus, während gerade umgekehrt Erhard der Ansicht ist, darin Neubildung von Chromatinkörnchen zu sehen.

Fig. 323.

Helix pomatia. Mittelgroße Zelle aus den Eingeweideganglien. — Vergr. 1300:1. Nach Kunze.

Die Grundsubstanz des Cytoplasmas zeigt eine wabenförmige Struktur (Fig. 323). Nach Größe und Färbbarkeit dieser Waben lassen sich in großen Zellen drei, in mittelgroßen zwei und in kleinen Zellen nur eine Wabenzone unterscheiden, die mehr oder weniger ineinander übergehen. In den Achsenfäden liegen die Waben in der Regel zu parallelen Längsreihen geordnet. In der Grundsubstanz der mittelgroßen und großen Ganglienzellen findet sich eine chromatophile Substanz, die sogenannte Nisslsubstanz oder das Tigroid. Sie liegt entweder in feiner, retikulärer Verteilung den Wabenwänden an oder in verschieden großen Anhäufungen in Form von Spindeln, Schollen oder Klumpen. Smallwood & Rogers (2499) Angaben über die Nisslsubstanz betreffen nicht diese, sondern die lipochromen Körperchen. Erhard (2296) konnte bei *Helix* kein Tigroid feststellen, doch wird dessen Vorhandensein allgemein angegeben. Entgegen Legendre kommt Nisslsubstanz auch im Anfangsteil der Achsenfasern vor. Neben der Nisslsubstanz findet sich besonders in den großen Zellen an den Ansatzstellen der Achsenfäden, aber auch sonst, dann nur verstreuter, Pigment in Form kleiner, gelber bis gelblichgrüner, homogener Kügelchen. Die lipochrome Natur dieser Körner kann als gesichert gelten. Smallwood & Rogers (2499) fanden das Pigment bei *Planorbis* und *Limax* nicht im Cytoplasma, sondern in Vakuolen. Kunzes Untersuchungen aber machen es sehr wahrscheinlich,

daß der helle Hof um das Pigmentkügelchen eine unnatürliche Bildung ist und eine Vakuole nur vortäuscht. Über die physiologische Funktion des Pigmentes herrscht noch ziemliche Unklarheit. Bochenek [1077 und „Contribution à l'étude du système nerveux des Gastéropodes (Hélix pomatia)". Le Névraxe. Louvain. III. 1901] und Legendre beobachteten, daß das Pigment während des Winterschlafes reichlicher wurde. Smallwood & Rogers stellten gerade umgekehrt eine Abnahme fest, und Moglia (2433) fand, daß es am Ende der Winterruhe, wenn die Tiere aus dem Zustand der Ruhe in den der Bewegung übergingen, plötzlich stark zunimmt. Daraufhin stellt Moglia die Hypothese auf, das Pigment habe respiratorische Funktion. Dagegen wendet sich Legendre (2413), da er Moglias Befunde nicht bestätigen konnte. Smallwood & Rogers sehen in dem Pigment einen Reservestoff, da nach längerer Hungerperiode das Pigment stark abnehme. Mir scheinen indessen die Annahmen von Legendre und Kunze, in gewissem Sinne auch die von Nabias, die größte Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, daß es sich um ein Endprodukt des Stoffwechsels handelt, besonders nachdem Kunze feststellte, daß jungen Schnecken das Pigment vollständig oder fast gänzlich fehlt.

Fig. 324.

Helix pomatia. Mittelgroße Zelle der Eingeweideganglien. Übergang der netzförmigen Anordnung der Neurofibrillen im Zellkörper in die längsstreifige der Achsenfaser. — Vergr. 1290:1. Nach Kunze.

Die Neurofibrillen bilden im Zellkörper ein je nach der Größe der Zelle verschieden dichtes Netz (Fig. 324); im Achsenfaden verlaufen sie parallel ohne Queranastomosen. Ein perizelluläres Fibrillennetz, wie es Gariaeff*) bei *Octopus* fand, fehlt bei *Helix*.

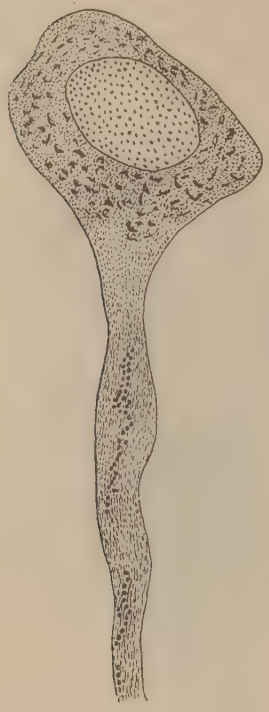
Das Vorhandensein eines Golgischen Netzapparates wurde von Popoff**) für die Ganglienzellen von *Helix* in Abrede gestellt; doch sollten die Körnchen, die er fand, dem Netzapparat bei Wirbeltieren homolog

*) Gariaeff, W., Zur Histologie des zentralen Nervensystems der Cephalopoden. I. — Zeitschr. Wiss. Zool. XCII. 1909.

**) Popoff, M., Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen. Anat. Anz. XXIX. 1906 (Lit.-Verz. 2677).

sein. Legendre (2412) äußert Zweifel an einer Identifizierung der osmiophilen Granulationen mit dem Golginetz. Weigl*) nimmt aber eine völlige Homologie an und bezeichnet die Bildung mit Rücksicht auf den etwas abweichenden Bau als Golgi-Kopsch'schen Apparat. Kunze fand ihn bei *Helix* stets in Form kurzer, gebogener Fädchen, die meist sichelförmig, selten in Form von Ringen, Schleifen oder kurzen Spiralen auftraten (Fig. 325). Den chromatischen Zellen fehlt der Apparat fast ganz. Die Achsenfäden zeigen ihn nie.

Fig. 325.



Helix pomatia. Mittelgroße Zelle aus den Cerebralganglien mit osmiophilen Fädchen (Golgi-Kopsch'scher Apparat) im Cytoplasma. Die Achsenfaser ist frei davon, enthält aber Pigmentkörner. — Vergr. 789:1. Nach Kunze.

Recht unklar liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Holmgrenschen Kanäle in den Ganglienzellen. Während nach Holmgren (1092), der die Kanäle als Trophospongien bezeichnet, Bochenek (1077), Smallwood & Rogers (2499), Weigl und Jakubski (2364) die „Kanäle" regelmäßig vorkommen als Einwucherungen der Gliazellen, — unwesentliche Abweichungen in der Deutung bleiben hier unberücksichtigt — bestreitet Mac Clure (1108) ihr Vorhandensein, und Erhard (2296) kommt zu der Überzeugung, daß sie Fixierungsprodukte seien. Legendre hält sie für pathologische Zustände. Kunze endlich beobachtete sie nur gelegentlich; am häufigsten in den großen Zellen der Pedal- und Visceralganglien, wo sie sich namentlich am Achsenfaserpol und an der Achsenfaser selbst finden (Fig. 326). Sie hält diese Neurogliaeinwucherungen für Bildungen, die auch in normalen Zuständen der lebenden Zelle vorhanden sind, bedingt durch ein mehr zufälliges, starkes Wachstum der Gliazellen. Es komme nach ihr diesen Holmgrenschen Kanälen keinerlei physiologische Bedeutung für das Leben der Zelle zu, weder eine ernährende (Holmgren u. a.), noch eine zellzerstörende (Legendre). Ich kann mich der Kunzeschen Meinung nicht ganz anschließen und neige mehr der Erhardschen Ansicht zu, halte die Bildung also für ein Artefakt.

Ein Auftreten von Vakuolen wird von Legendre und Smallwood & Rogers als konstant angesehen. Erhard hält ein normales Vorkommen für sehr zweifelhaft und auch Kunze ist der Ansicht, daß die

*) Weigl, R., Vergleichende cytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat usw. Anz. Akad. Wiss. Krakau. Math.-Nat. Kl. B. 1912 (Lit.-Verz. 2678).

hier und da auftretenden Vakuolen leicht lösliche Substanzen enthalten und nur nach der Konservierung leer erscheinen. Das Vorhandensein von Centrosom und Sphäre wurde für *Helix* von Mac Clure (1107, 1108) und Legendre (2412) angegeben, aber weder Erhard noch Kunze konnten ähnliche Bildungen auffinden, und man muß die Angaben der älteren Autoren als irrig ansehen.

Und endlich findet sich zeitweilig in den Ganglienzellen Glykogen als Reservestoff. Nach Erhards Untersuchungen wird es gegen Ende der sommerlichen Periode stark gespeichert, um dann während der Winterruhe allmählich aufgebraucht zu werden. In Form von Kügelchen und Schollen oder auch diffus verteilt liegt es in den Ganglienzellen, besonders am Achsenfaserpol.

Fig. 326.

Helix pomatia. Einwucherung von Neurogliafasern am Achsenfaserpol einer großen Zelle der Pedalganglien. — Vergr. 402:1. Nach Kunze.

2. Topographische Histologie (S. 284).

Die Arbeiten Kunzes (2395, 2397) bringen neuerdings eine durchgreifende Behandlung des Nervensystems von *Helix pomatia*, die einige der älteren Befunde Nabias berichtigen und erweitern und besonders auch die unteren Schlundganglien zum ersten Male eingehend berücksichtigen.

A. Die Cerebralganglien.

a) Das Protocerebrum (S. 284) zeigt gegenüber den anderen Teilen der Cerebralganglien oder irgendeinem anderen Ganglion einen wesentlichen Unterschied, insofern als Ganglienzellschicht und Punktsubstanz nebeneinander liegen, und zwar letztere in dem nach der Mittellinie zugekehrten Teil des Protocerebrums, erstere im äußeren, lateralen Teil desselben. Die Zellschicht setzt sich aus den kleinen, chromatischen Ganglienzellen zusammen, die Punktsubstanz läßt drei Teile, terminale, innere und äußere Markmasse, erkennen, von denen besonders die erstere aus einem äußerst feinen Netzwerk aufgebaut ist, so daß sie fast homogen erscheint. In die Markmasse eingestreut finden sich kleine, ovale Kerne, Neurogliakerne. Ein Zusammenhang dieser Kerne mit Gliafasern konnte weder von Kunze, noch von Jakubski (2364) festgestellt werden. Bemerkenswert ist, daß keiner der aus dem Protocerebrum austretenden

Nerven (N. olf., opt., perit. ext., int.), entgegen früheren Angaben, seine Wurzel in diesem Abschnitt hat. Die Beziehung der chromatischen Zellen zu den Sinnesnerven ist nur eine indirekte, insofern, als aus der Fasermasse des Protocerebrums ein Faserbündel hervorgeht, das sich im vorderen Teil des Metacerebrums, im sensorischen Vereinsgebiet, in feinste Fibrillen auflöst, so daß an dieser Stelle ein Kontakt mit den ebenfalls dort liegenden Endfibrillen der Nerven stattfinden kann.

b) Das Mesocerebrum wird von Kunze ebenso wie von Schmalz viel enger gefaßt als von Böhmig, Haller und besonders von Nabias. Nur der Abschnitt, der medianwärts vom Protocerebrum liegt und mit diesem an der gemeinsamen Ansatzstelle einen tiefen Sattel bildet, ist als Mesocerebrum anzusehen, da andernfalls die Einheit des Metacerebrums gestört wird. Die Kappe des Mesocerebrums wird erfüllt von verschieden großen Ganglienzellen, deren Achsenfäden sich zu einem nach dem Metacerebrum ziehenden starken Bündel vereinigen. Eine Punktsubstanz fehlt gänzlich. An der Unterseite tritt die starke Cerebralkommissur hervor. Bemerkenswert ist, daß bei jungen Tieren sich dieser Gehirnabschnitt nicht nach außen hin sichtbar abgliedert. Wir finden dort nur innerhalb der Grenzen des Metacerebrums einen Komplex von Ganglienzellen, der dem Mesocerebrum älterer Tiere entspricht, d. h. die Mesocerebra sind nur vorgeschobene Teile der metacerebralen Zellrinde. Von den drei Abschnitten des mittleren Gehirnteiles, die Nabias aufstellte (vgl. auch S. 286), gehört nur der erste, „la masse ganglionnaire commissurale", zum Mesocerebrum, die beiden anderen zum Metacerebrum.

c) Das Metacerebrum läßt sich schon rein morphologisch in drei Abschnitte gliedern, die mit Kunze als Pleural-, Pedal- und Commissurallobus bezeichnet werden können. Im Gegensatz zum Protocerebrum liegt hier die Punktsubstanz im Inneren einer Rindenschicht von Ganglienzellen verschiedener Größe. An der dorsalen Peripherie des Metacerebrums und am vorderen ventralen Rande des Pedallobus liegt je eine Riesenzelle, die ganz konstant bei den verschiedensten Formen zu finden ist. Die Punktsubstanz des Metacerebrums ist die eigentliche Zentrale des ganzen Nervensystems, denn dort haben nicht nur sämtliche Cerebralnerven ihre Wurzeln, sondern es gehen auch das Cerebropleural-, Cerebropedal- und Cerebrobuccalkonnektiv von dort ab. Letzteres geht also nicht, wie Haller (2101) angibt, aus dem Cerebropedalkonnektiv hervor.

B. Die Visceralganglien.

Nach außen werden die fünf durch tiefeinschneidende Bindegewebssepten getrennten Ganglien von einer verschieden dicken Rinde aus Ganglienzellen umschlossen, und nur auf der Unterseite bleibt eine Stelle davon frei, wo starke Konnektivfaserbündel zwischen den Ganglien sich hinziehen. Die Ganglien sind von sehr verschiedener Größe. Riesen-

zellen finden sich in den Pleuralganglien je 1 oder 2, in den Parietalganglien je 9 bis 10 und im Visceralganglion etwa 22. Die Visceralnerven haben ihre Hauptwurzeln jeweils in den Ganglien, aus denen sie hervortreten, doch geben fast ausnahmslos auch die benachbarten Ganglien kleineren Faserbündeln dieser Nerven den Ursprung.

C. Die Pedalganglien.

Die Pedalganglien sind durch zwei Kommissuren miteinander verbunden, von denen die vordere hauptsächlich die vorderen und dorsalen Teile, die hintere, tiefer liegende die hinteren und ventralen Teile der Ganglien verbindet. Auch hier wird eine zentrale Punktsubstanz von einer Rinde von Ganglienzellen umgeben, deren Größenunterschiede aber weniger auffallend sind als in den Visceralganglien. Es kommen in jedem Ganglion etwa 10 Riesenzellen vor. Die drei vorderen Fußnerven stehen durch die vordere Kommissur, die fünf hinteren durch die hintere Kommissur mit dem anderseitigen Ganglion in Faserverbindung.

D. Die Buccalganglien.

Die Buccalganglien zeigen unter den verschieden großen Ganglienzellen der peripheren Zellen an der Austrittsstelle des vorderen und mittleren Pharynxnerven und des hinteren Darmnerven je eine Riesenzelle.

E. Die Konnektive.

Die Konnektive werden überall aus zwei Fasersystemen zusammengesetzt, aus solchen, die von Ganglion x nach Ganglion y verlaufen, und solchen, die gerade entgegengesetzt ziehen. Sie werden als auf- und absteigende Fasern bezeichnet.

e) **Neurilemm und Neuroglia** (S. 288).

Über das Gliagewebe verschiedener Arten, *Helix*, *Arion*, *Agriolimax*, *Achatina*, *Lymnaea* und *Planorbis*, liegt eine neuere Arbeit von Jakubski (2364) vor, die vor allem die Befunde von Smidt (1140) einer scharfen Kritik unterzieht und dessen irrige Angaben berichtigt. Nach Jakubski besteht das Gliagewebe aus den Gliazellen, die außer dem Kern mit verschieden starkem Plasmabelag und den Gliafibrillen eine homogene, lamellöse Füllmasse oder Grundsubstanz enthalten. Diese Gliazellen sollen in der Ganglienzellschicht in die Nervenzellen einwuchern, besonders intensiv bei *Achatina*, wo die Riesenzellen im Inneren Hunderte von Gliazellen bergen sollen. Über diese Holmgrenschen Kanäle wurde schon oben (S. 864) gesprochen. In der Ganglienzentralmasse, der Punktsubstanz oder dem Neuropil, hat die Glia grundsätzlich den gleichen Bau und steht mit der Glia der kortikalen Schichten kontinuierlich im Zusammenhang. Nach dem Zentrum hin nehmen aber die Gliaelemente mehr und mehr an Zahl ab. Ob im Neuropil die Füllmasse, d. h. also das Gliagewebe ein Syncytium bildet, geht aus Jakubskis Darstellung

nicht absolut sicher hervor. Wenn ich ihn recht verstehe, liegt ein solches nicht vor. Bei *Lymnaea* und *Planorbis* ist die fibrilläre Struktur, sowie auch die Füllmasse viel schwächer ausgebildet als bei *Arion* oder *Helix*. In den peripheren Nerven ordnen sich die Gliaelemente an den Nervenwurzeln septenartig an, um im weiteren Verlauf in Form membranöser Hüllen den Nerveninhalt in einzelne Nervenfasern zu zerlegen. Für die Herstellung dieser Gliascheiden spielen die Gliafibrillen eine wichtige Rolle. Diese ordnen sich reihenweise, radiär und bilden, indem sie sich der Neurilemmhülle ansetzen, eine besondere Membrana gliae superficialis aus.

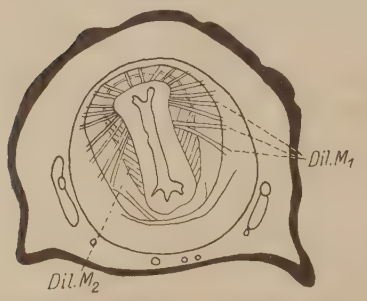
Die gänzlich abweichenden Befunde Smidts erklären sich durch die angewandte Färbungsmethode, die Golgische Imprägnation, wobei er Silberniederschläge mit Struktureigentümlichkeiten verwechselte.

V. Die Verdauungsorgane (S. 290).

a) Die Mundhöhle (S. 291).

Simroth weist bereits darauf hin, daß der Raum vor dem Kiefer meist unbedeutend ist, so daß es fraglich bleiben muß, ob man überhaupt von einer Mundhöhle sprechen kann. Eine Entscheidung wird mit einiger Sicherheit nur am lebenden Tier zu treffen sein, da am toten durch übermäßige Extension bzw. Kontraktion die Verhältnisse verwischt sein können. Bei *Helix pomatia* gibt v. Haffner (2339) eine Mundhöhle an, deren dorsale Seite mit einer Reihe von charakteristischen Hautrunzeln besetzt ist, die zwar nach Form und Größe den Runzeln der Körperhaut entsprechen, sich aber von diesen durch das Fehlen des Pigmentes unterscheiden. So wäre hier also eine etwas schärfere Grenze gegeben. Bei Vaginuliden fand ich (2359) keine Mundhöhle, wenigstens lag der Kiefer so wenig nach innen gerückt, daß kaum ein besonderer Raum abzugrenzen war.

Fig. 327.



Vitrina pellucida. Dilatorensysteme am Mundeingang. — *Dil.* M_1 oberes, *Dil.* M_2 unteres Dilatorensystem. Nach Eckardt.

Bei Vitrinen, denen eine Mundhöhle zuzuschreiben sein dürfte, wird von Eckardt (2288), soviel ich sehe, zum ersten und einzigen Male ein an der Mundspalte inserierendes Dilatorensystem beschrieben (Fig. 327). Dies besteht aus einem oberen Teil, der aus 20 einzelnen, radiär geordneten Muskelbündeln zusammengesetzt ist (*Dil.* M_1), und einem unteren, dessen Bündel dicht aneinander gelagert das obere System fast rechtwinklig schneiden (*Dil.* M_2).

Daß das Sempersche Organ, — von anderen als pharyngeale Speicheldrüsen bezeichnet, — nicht zur Mundhöhle gehört, wurde schon oben (S. 797) erwähnt.

Über die Histologie liegen keine wesentlich neuen Ergebnisse vor. Überall wird die Verstärkung der Cuticula hervorgehoben. Anderseits wird Sempers Angabe, daß in der Mundhöhle noch ein Streifen Flimmerepithel vorkomme, von keinem der späteren Autoren bestätigt, so daß man seine Befunde als irrig überall wird aufgeben müssen.

b) Der Kiefer (S. 292).

Dem Kiefer der Pulmonaten ist, wie schon oben Simroth hervorhebt, ein überschätzter taxonomischer Wert beigemessen worden. Ja, ich möchte sogar noch weiter gehen und ihm einen solchen überhaupt absprechen. Abgesehen davon, daß verschieden starke Beanspruchung zahn- oder rippenartige Bildungen mehr oder weniger beseitigt und so Übergänge von einem Typus zum anderen schafft, kann es durch eine gleichartige Inanspruchnahme der kutikularen Verdickungen am Pharynxeingang zu gleicher Kieferbildung bei ganz verschiedenen Formen kommen, ebenso wie es bei den meisten Raublungenschnecken, die sicher aus ganz verschiedenen Arten sich herleiten, in Anpassung an die Carnivorie zu einem völligen Verschwinden des Kiefers kommt. Soweit neuere Beschreibungen von Kiefern vorliegen, fügen sie sich durchaus in Simroths Darstellung.

Spek (2506) untersuchte neuerdings auch den Kiefer auf seine chemische Zusammensetzung hin und fand für *Helix pomatia* in einer chitinigen Grundsubstanz sehr viele Eiweißstoffe und anorganische Substanzen: Calcium, Eisen, Kohlen-, Phosphor- und Schwefelsäure.

c) Der Schlundkopf oder Pharynx (S. 303).

3. Die histologische Zusammensetzung des Pharynx (S. 304, 371).

Daß die Muskulatur des Pharynx quergestreift ist, wurde schon oben (S. 817) erwähnt. Penks neueste Untersuchungen (2459) haben hier jeden Zweifel gehoben.

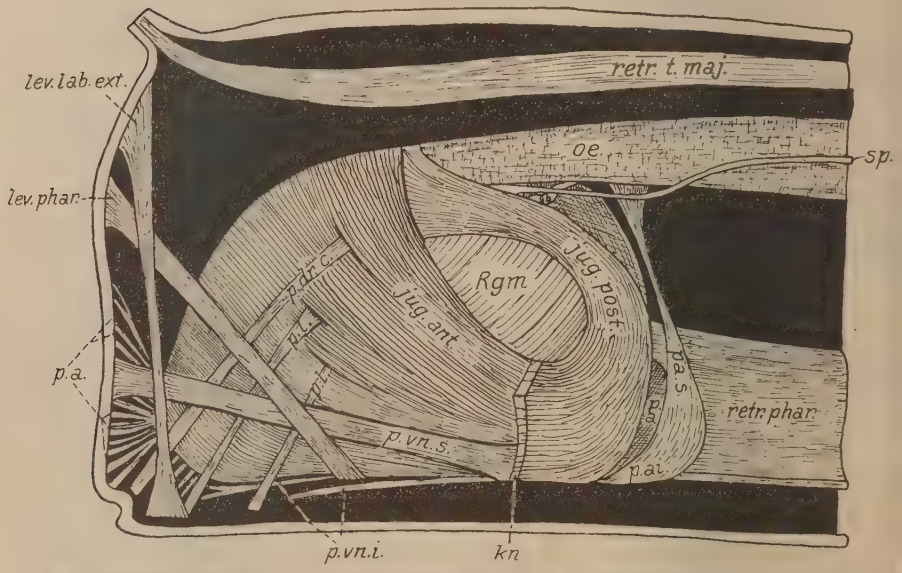
4. Die Muskeln des Pharynx (S. 304).

α) Die äußeren Muskeln (S. 304).

Trappmanns Untersuchungen (2525) der Pharynxmuskulatur bei *Helix pomatia* legen die Verhältnisse so klar wie kaum je vorher. An äußeren Muskeln, d. h. solchen, die sich nicht am Aufbau der Bulbuswand beteiligen, zählt er folgende paarige auf (Fig. 328 und 329):

M. protractor ventralis superior;
M. protractores ventrales inferiores, auf jeder Seite 3 bis 4 dünne Bündel;
M. protractor dorsalis lateralis;
M. protractores laterales, meist 2 jederseits;
M. protractores anteriores, zahlreiche feine dünne Muskelbündel, die den Mund sternförmig umgeben.

Fig. 328.



Helix pomatia. Pharynx in der Körperhöhle liegend; Seitenansicht. — *g. b.* Bukkalganglion; *jug. ant.* (*post.*) Musculus jugalis anterior (posterior); *kn.* Knorpelnaht; *lev. lab. ext.* M. levator labii externi; *lev. phar.* M. levator pharyngis; *oe.* Oesophagus; *p. a.* M. protractores anteriores; *pa.* Radulapapille; *pa. i.* (*s.*) M. papillaris inferior (superior); *p. dr. l.* M. protractor dorsalis lateralis; *p. l.* M. protractores laterales; *p. vn. i.* (*s.*) M. protractores ventrales inferiores (superiores); *retr. phar.* Pharynxretraktor; *retr. t. maj.* Großer Tentakelretraktor; *Rgm.* Ringmuskelschicht; *sp.* Speichelgang.
Nach Trappmann.

Alle diese Muskeln ziehen vom Pharynx nach der vorderen Kopfwand. Ihr Antagonist ist der

M. retractor pharyngis, der mit zwei breiten Bändern am Schlundkopf entspringt, die sich bald vereinigt dem Columellaris anschließen.

Zu diesen Pro- und Retraktoren gesellt sich dann noch ein

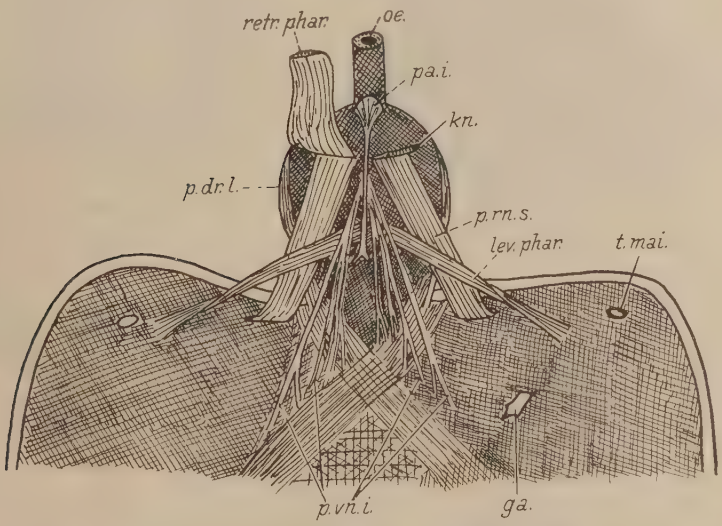
M. levator pharyngis, der von den Pharynxwänden nach vorn oben zieht und unterhalb der Ansätze der großen Tentakeln inseriert.

Fast die gleiche Anordnung und Zahl fand Beck (2198) bei *Bulimnus*, wo nur die ventralen Protraktoren etwas abweichen. Bei *Steno-*

gyra gibt Wille (2540) 2 bis 3 dorsale und 3 ventrale Retraktoren an, nicht dagegen den Levator pharyngis. Auffällig ist, daß bei *Vitrina* nach Eckardt (2288) äußere Pharynxmuskeln gänzlich fehlen.

Für die Basommatophoren fehlt es noch an genauerer Durcharbeitung. Bei *Chilina* gibt Häckel (2338) verschiedene kleine dorsale und größere ventrale Protraktoren und die beiden Pharynxretraktoren an. Schumann (2485) fand bei *Gadinia* einen medianen Retraktor des Bulbus und der Radula und ein paar seitliche kleine Bulbusretraktoren, die nach den seitlichen Körperwänden verlaufen. Vielleicht wirken diese mehr als Levatoren, die anderenfalls fehlen. Dazu kommt noch ein Paar Bulbusretraktoren.

Fig. 329.



Helix pomatia. Pharynx aus der Körperhöhle oralwärts herausgeklappt, Ansicht von der ventralen Seite. — Bezeichnungen wie in Fig. 328 dazu: *g. a.* Geschlechtsatrium; *t. maj.* Großer Tentakel. Nach Trappmann.

Unter den Soleoliferen konnte ich (2359) bei Vaginuliden jederseits nur einen M. protractor dorsalis und ventralis finden. Pharynxretraktoren fehlen, wie schon bekannt war.

Nicht eigentlich als Pharynxmuskeln, wohl aber in engster Beziehung zum Freßakt stehend, sind hier noch zu erwähnen bei *Helix pomatia* der

M. levator labii externi, der paarig hinter den Insertionsstellen des Protractor dorsalis lateralis schräg nach oben ziehend in der Nähe der Endigung des Levator pharyngis an der vorderen Kopfwand inseriert (Fig. 328), und bei *Gadinia* ein

Retraktor des Ösophagus, der sich schon weit hinten vom mittleren Kopfretraktor abspaltet und ungefähr in der Körpermitte an den Ösophagus herantritt.

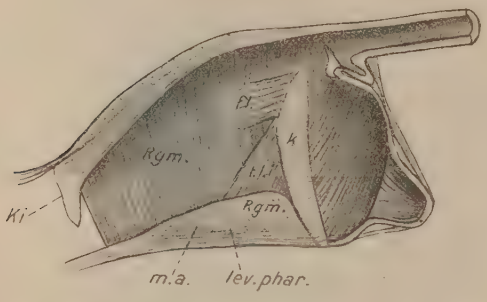
β) Die innere Muskulatur (S. 308).

Als solche sollen auch alle die Muskeln bezeichnet werden, die die Pharynxwand selbst bilden. Es mag also eine weitere Gliederung in 1. Wandmuskeln und 2. Muskeln des Zungenapparates erfolgen.

1. Die Wandmuskeln (Fig. 328).

Beginnen wir wieder mit *Helix pomatia* nach Trappmann. An den hinteren Seitenwänden des Pharynx, den beiden „Backen", findet sich eine Linie, die von dem im Inneren liegenden, sogenannten Zungenknorpel herrührt und als „Knorpelnaht" bezeichnet wird. Von ihr geht schräg nach oben vorn ein breites Muskelband, der M. jugalis anterior, der mit dem der anderen Seite auf dem Pharynxrücken an der Bildung der massiven Kieferplatte sich beteiligt. Ebenfalls an der Naht, aber nach hinten zu entspringt der M. jugalis posterior, der sich nach oben und dann nach vorn umbiegt und unter dem M. jug. ant. hindurch zur Mundöffnung zieht. Als innerste Schicht kommt dann noch eine „Ringmuskelschicht" hinzu (Fig. 330). Sie bildet an der Mundöffnung einen kräftigen Sphinkter.

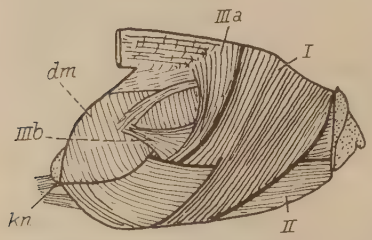
Fig. 330.



Helix pomatia. Pharynx, Innenansicht; der Radulaapparat ist entfernt. — *fl.* Musculus flexor; *k.* „Knorpel"; *Ki.* Kiefer; *lev. phar.* M. levator pharyngis; *m. a.* M. anterior; *Rgm.* Ringmuskelschicht. Nach Trappmann.

Bei anderen Arten wird die Wandmuskulatur meist nicht genauer untersucht, doch läßt sich bei *Buliminus* und *Stenogyra* z. B. aus den Abbildungen unschwer der prinzipiell gleiche Bau erkennen. Bei Vaginuliden konnte ich die gleichen Verhältnisse wie bei *Helix* auffinden. Abweichend hingegen ist Eckardts Darstellung für *Vitrina* (Fig. 331). Eine Naht ist auch hier vorhanden (*kn*). Ein breites Muskelband (I), das sich vom Kiefer nach hinten unten erstreckt, wo es sich in zwei Wurzeln spaltet, würde dem M. jug. ant. entsprechen. Durch die Spalte des vorigen Muskels tritt ein laterales Längsband (II). Von der Naht nach oben ziehende Muskeln (*dm*) könnten dem M. jug. post. entsprechen, deren Verlauf vielleicht nicht richtig erkannt wurde. Dazu kommen noch

Fig. 331.

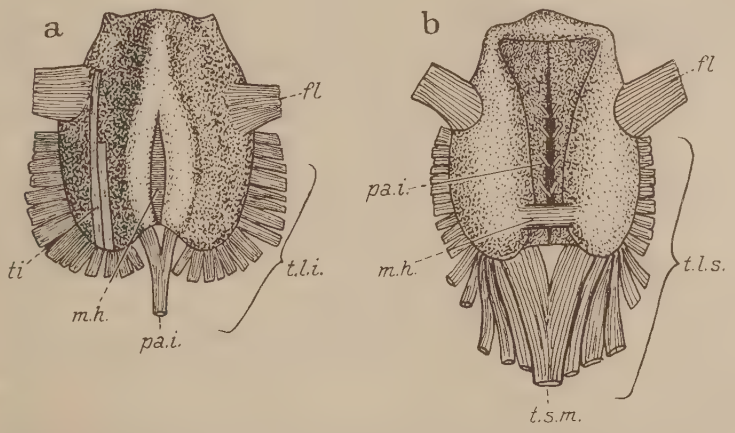


Vitrina pellucida. Schlundkopf. — Erklärung im Text. Nach Eckardt.

zwei kleinere Muskelbündel (IIIa, b), die ohne Homologie bei *Helix* bleiben. Zwischen ihnen liegende Muskelpartien dürften der Ringmuskelschicht angehören. Die Angaben sind nicht immer klar, und eine Nachuntersuchung wäre also erwünscht.

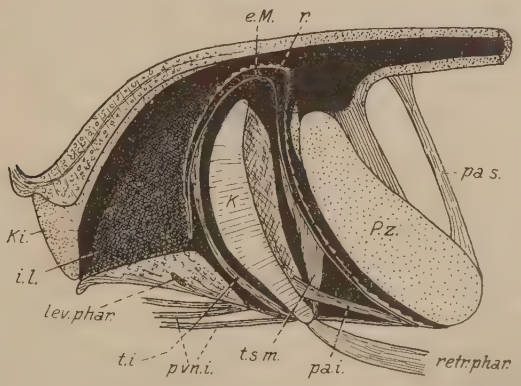
2. Die Muskeln des Zungenapparates (Fig. 332, 333).

Fig. 332.



Helix pomatia. Radulapolster mit Ansatzstellen der Muskeln; a) von der oralen, b) von der aboralen Seite gesehen. — *fl.* Musculus flexor; *m. h.* M. horizontalis; *pa. i.* M. papillaris inferior; *t. i.* M. tensores inferiores; *t. l. i.* (*s.*) M. tensores laterales inferiores (superiores); *t. s. m.* M. tensor superior medius. Nach Trappmann.

Fig. 333.



Helix pomatia. Pharynx, Innenansicht. — *e. M.* elastische Membran; *i. l.* innere Lippen; *k.* „Knorpel"; *ki.* Kiefer; *lev. phar.* M. levator pharyngis; *pa. i.* (*s.*) M. papillaris inferior (superior); *p. vn. i.* M. protractor ventralis inferior; *P. z.* Papillenzapfen; *r.* Radula; *retr. phar.* Pharynxretraktor; *t. i.* M. tensor inferior; *t. s. m.* M. tensor superior medius. Nach Trappmann.

Der etwa löffelförmig gestaltete „Zungenknorpel“ oder besser das Radulapolster besteht aus zwei symmetrisch zueinander liegenden Stücken, die sich in der Medianlinie fest aneinander legen und dort durch den M. horizontalis verankert sind. An diesem Radulapolster setzen die folgenden Muskeln an:

M. flexor, der von der höchsten Stelle seitlich entspringend nach vorn bis zum Mund zieht, wo er zum Teil zwischen den Fasern der Ringmuskelschicht verläuft;

M. tensores laterales inferiores, von den Seiten des Polsters unterhalb der Naht nach vorn unten zur Ringmuskelschicht;

M. tensores laterales superiores, von den Seiten des Polsters oberhalb der Naht nach oben zu der unter der Radula liegenden „elastischen Membran“ (Fig. 333, e. M.);

M. tensor superior medius, jederseits als unterste Fasern des tens. lat. sup. an der Basis des Stützapparates entspringend, vereinigen sich beide und ziehen zur elastischen Membran, wo sie bis zur Zungenspitze zu verfolgen sind;

M. tensores inferiores, die Antagonisten der vorigen.

Zu diesen eigentlichen Muskeln des Zungenapparates treten noch diejenigen der Radulapapille:

M. papillaris inferior, der zu beiden Seiten der Medianlinie, in der die beiden Stücke des Radulapolsters aneinander stoßen, auf der Rückseite in mehreren Bündelchen entspringt und als einheitlicher Muskel zwischen den Armen des M. tens. sup. med. hindurch zum unteren und hinteren Rand der Papille zieht. Er findet seine direkte Fortsetzung in dem

M. papillaris superior, der vom hinteren Papillenende fast senkrecht nach oben zum Ösophagus verläuft, an dessen unterem Rande er ansetzt.

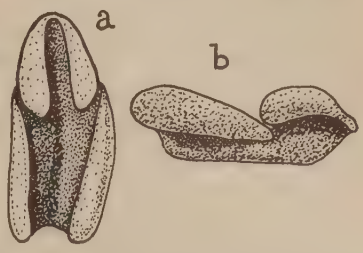
Für *Buliminus* fand Beck genau die gleichen Muskeln. Die Angaben anderer Autoren sind unvollständig, stimmen aber, soweit ein Vergleich möglich ist, ebenfalls mit obigem überein.

5. Der Stützbalken der Radula (S. 310, 372).

Die Form des Stützbalkens ist im ganzen etwa löffelförmig. Er besteht aus zwei symmetrischen Teilen, die nur im oberen Viertel fest miteinander verwachsen sind (Fig. 332). So wird er bisher von allen Stylommatophoren beschrieben, und ich fand den prinzipiell gleichen Bau auch bei den Vaginuliden. Stärker abweichend wird er für *Gadinia* von Schumann dargestellt. Hier besteht das Radulapolster aus einem einzigen Stück ohne jede Verwachsungsnaht und ist zu einer vorn geschlossenen, hinten offenen Rinne zusammengebogen (Fig. 334). Die Seitenwände haben etwas vor der Mitte einen Einschnitt und die hintere Seitenwand greift nach außen etwas über die vordere hinweg.

Daß das Radulapolster trotz seiner knorpelartigen Konsistenz nicht aus Knorpelgewebe besteht, ist seit Plates Untersuchungen (954) sicher. Neuerdings ist Schaffer (2475) dieser Frage genauer nachgegangen und zu den gleichen Ergebnissen wie Merton (2428) gekommen; dessen Befunde sind bereits oben (S. 372) wiedergegeben. Von späteren Untersuchern werden diese Angaben meist bestätigt. Nur Eckardt (2288) kommt bei *Vitrina* zu ganz anderen Resultaten. Hier finden sich lange, spindelförmige Zellen mit großen elliptischen Kernen und zwischen ihnen, viel bedeutender an Zahl, ganz schlanke Zellen mit gestreckten, länglichen, kleineren Kernen, deren Zellgrenzen nicht sichtbar waren. Der Unterschied soll hauptsächlich in der Größe liegen, da sie sich aus einem gleichartigen Gewebe entwickeln. Die Abbildung eines Querschnittes scheint mir dem aber nicht zu entsprechen, und Eckardt dürfte durch nicht ganz einwandfreie Fixierung irregeführt worden sein. Jedenfalls ist eine Nachprüfung erwünscht.

Fig. 334.



Gadinia peruviana. Radulastützbalken; a) von oben, b) von der Seite. — Vergr. 14:1. Nach Schumann.

In diesem Zusammenhang mag dann gleich der Aufbau des sogen. „Radulapfropfes“ erwähnt werden, der nach Merton (vgl. S. 373) ebenfalls aus vesikulärem bzw. chrondroidem Gewebe besteht. Beck fand bei *Buliminus* im vorderen Teil des Pfropfes das gleiche Gewebe, im hinteren Abschnitt aber nur noch feinfaseriges Bindegewebe ohne die blasigen Zellen. Bei *Helix pomatia* aber gibt Trappmann überhaupt nur faseriges Bindegewebe an. So fand ich es auch bei Vaginuliden. Es herrschen somit also bei den Pulmonaten nicht einheitliche Verhältnisse.

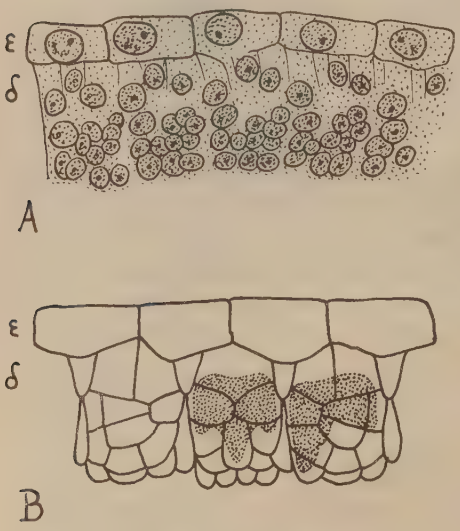
Entstehung und Gliederung der Radula (S. 311).

Speks Untersuchungen (2506) der Radula von *Helix* und *Arion* betreffen weniger die Bildung der Zähnchen als vielmehr deren chemische Zusammensetzung. Die Grundsubstanz aller Teile der Radula ist das Chitin. In diese chitinöse Grundsubstanz sind zunächst Eiweißkörper eingelagert, und zwar bei den älteren Zähnen nur in der Basalplatte und dort auch nur in Form eines Bandes parallel zum Rande. Bemerkenswert ist, daß die Einlagerung dieser Eiweißkörper, die aus dem Lumen der Radulascheibe stammen, erst von der 27. Reihe an allmählich auftritt. Von dort an enthält dann auch die Basalmembran reichlich Eiweiß. Aber auch die jüngeren Zahnreihen, von der 7. bis in die dreißiger Reihen, also die, welche von den sezernierenden Zellen des Dachepithels der Radulascheide bedeckt sind, besitzen Eiweiß, und zwar in den von

diesen Zellen umhüllten Zahnstücken. Letzterer Eiweißkörper wird als Mucoid angesprochen.

Weiter sind aber besonders in den Zahnspitzen anorganische Substanzen eingelagert: Calcium, Eisen, Phosphorsäure und Schwefelsäure. Der Eisengehalt variiert. Der Gehalt an Phosphaten ist hoch und wurde schon von älteren Untersuchern stets angegeben. Es ist mir also Simroths Angabe (S. 312) „Phosphorsäure fehle stets," nicht verständlich. Siliciumdioxyd fand Spek nicht. Ob es während des Winterschlafes auftritt, zu welcher Zeit es Sollas*) bei *Helix aspersa* nachweisen konnte, gibt Spek nicht an. Auch das Vorhandensein von Carbonaten wird entgegen früheren Angaben in Abrede gestellt. Die Einlagerung des Eisens und vermutlich auch der übrigen Salze beginnt in der 7. Zahnreihe und wird nach der Spitze zu immer intensiver. Die Abscheidung erfolgt nicht in Art eines geformten Sekretes rein anorganischer Natur, das dann wie eine Glasur den Zähnen aufgekittet wird. Vermutlich entstammen die Salze dem Deckenepithel, doch dürften noch andere, bisher unbekannte Quellen in Frage kommen.

Fig. 335.



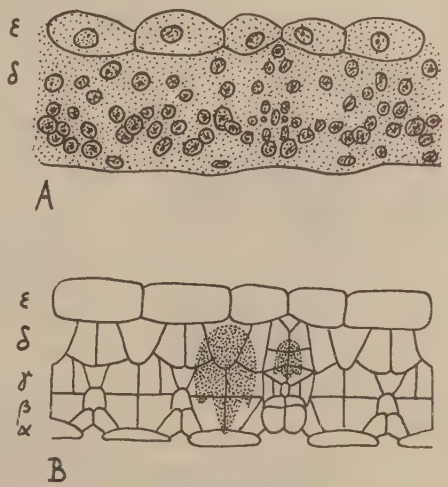
Buliminus detritus. A. Flächenbild der Odontoblasten der rechten Seite. B. Schema der Odontoblastengruppe eines Rhachiszahnes und der beiden benachbarten lateralen Zähne. — Aus Flächenschnitten rekonstruiert. — Vergr. 500:1. Nach Beck.

Der Umstand, daß nicht allzu selten Anomalien, z. B. der Zahnspitzen auftreten, die dann stets in gleicher Weise an sämtlichen Zähnen einer Längsreihe zu sehen sind, bringt Spek zu der Annahme, daß die Zähne einer Längsreihe von demselben Odontoblastenpolster gebildet werden. Das gleiche nahm auch schon Beck (2198) an, geleitet von derselben Überlegung. Er machte aber an *Buliminus* weitere wichtige Feststellungen über die numerische Beziehung zwischen Odontoblasten und Zähnen. Fast allgemein werden fünf Querreihen von Odontoblasten angegeben und dabei stillschweigend angenommen, daß erstens nur diese fünf Zellen zur Bildung eines Zahnes verwendet werden und zweitens, daß bei der Bildung des Rhachiszahnes trotz seiner abweichenden Gestalt dieselben Verhält-

*) Sollas, J., The Molluscan Radula: its chemical composition and some points in its development. Quart. Journ. Micr. Sc. LI. 1907 (Lit.-Verz. 2679).

nisse vorliegen wie bei den Lateralzähnen. Es gelang nun Beck an Flächenschnitten eine ziemlich konstante Lagerung der Odontoblastenkerne festzustellen (Fig. 335 A), aus der er ein Schema erhielt, wie es in Fig. 335 B wiedergegeben ist. Die oberste Reihe entspricht der vordersten Odontoblastenreihe (ε). Ihr allein kommt die Bildung der Basalmembran zu. Zugleich ergibt sich, daß zu jeder Odontoblastengruppe zwei halbe ε-Zellen gehören. Die nach hinten folgenden drei Zellen δ scheiden die Fußplatte der Zähne ab, während den restlichen α-, β- und γ-Zellen die Bildung der oberen Zahnpartie zukommt. So ergibt sich, daß bei *Buliminus detritus* zu einem Lateralzahn (die ε-Zelle nicht mitgerechnet) 14 und zum Rhachiszahn 16 Odontoblasten gehören. Und endlich läßt sich bei einem Vergleich der lateralen und rhachialen Odontoblastengruppen aus der Anordnung der Schluß ziehen, daß die Gruppe des Rhachiszahnes aus der Verschmelzung der Odontoblastengruppen zweier lateraler Zähne, eines rechten und eines linken, entstanden zu denken ist. Auf eine derartige Entstehung hat ja bereits Plate (959) hingewiesen, der bei *Aneitella berghi* am Rhachiszahn 4, an den Lateralzähnen 2 Basalplatten fand. Zu ganz den gleichen Ergebnissen kam dann auch Wille bei *Stenogyra decollata* (Fig. 336 A, B), wo der Rhachiszahn aus 16, der erste Lateralzahn aus 12 und die folgenden Lateralzähne aus je 13 Odontoblasten gebildet werden, die ε-Zellen auch hier nicht mitgerechnet. Eckardt, der die gleichen Untersuchungen an *Vitrina* macht, fand etwas abweichend, daß dem Rhachiszahn 2, den Lateralzähnen nur je eine ε-Zelle unterlagert ist, daß also keine Verschiebung um eine halbe Zellbreite vorliegt, wie sie Beck und Wille angeben. Ob dieses Verhalten nur bei *Vitrina* vorkommt, oder ob sich Beck irrte, oder ob schließlich Eckardt die Verhältnisse unrichtig deutete, bleibt vorerst dahingestellt. Bei *V. brevis* finden sich im Rhachiszahn 2 δ-Zellen, in den Lateralzähnen nur eine, γ-Zellen in allen Zähnen 2, $\alpha + \beta$-Zellen ebenfalls in allen Zähnen je 3. So kommen also bei *Vitrina brevis* für den Rhachiszahn 12, für die Lateralzähne 10 Odontoblasten in Frage, einschließlich der ε-Zellen für die Basalmembran. Bei *Vitrina elongata* fand er die Zahlen 14 für den Rhachis-, 13 für jeden Lateralzahn.

Fig. 336.



Stenogyra decollata. A. Odontoplastenpolster von der Fläche. B. Schema desselben. — Vergr. 338:1. Nach Wille.

Außerdem stellte Eckardt fest, daß die der ε-Zelle nach vorn benachbarte Zelle, also die letzte des unter der Basalmembran liegenden Epithels, sekretorisch tätig ist und sich, entgegen früheren Ansichten, an der Bildung der Basalmembran beteiligt. Doch dürften auch alle übrigen Zellen hierbei tätig sein, wenn auch nur im Sinne einer Verstärkung und Verdickung, wodurch die leicht gewellte, horizontal geschichtete Struktur der Basalmembran ihre Erklärung findet.

Daß sich das Deckenepithel der Radulascheide am Aufbau der Radula wenigstens zum Teil betätigt, wird allgemein angenommen. Weiter nach vorn zu aber scheint diesen Zellen noch eine andere Bedeutung zuzukommen. Hier fügen sie sich mit ihren Enden ziemlich fest zwischen die Zähne ein und dürften als „Sperrhaken" wirken.

Fig. 337.

Helix pomatia. Älterer Zahn der mittleren Radulapartie. Nach Spek.

Eine Struktureigentümlichkeit der Basalplatte der Zähne stellte Spek fest, eine längsstreifige Struktur, die durch Längsreihen kleiner Wabenräume gebildet wird (Fig. 337). Die Längswände der Waben sind stets dicker als die Querwände. In einiger Entfernung vom Rande hört diese Struktur mit ziemlich scharfer Grenzlinie auf. Solche wabige Strukturen beginnen erst in der siebenten Zahnreihe, die jüngeren Zähne bestehen aus nichtstrukturiertem, reinem Chitin.

Der taxonomische Wert der Radula ist recht gering. Nach Hoffs Feststellungen (1940) an *Arianta arbustorum* variiert die Form der Zähne transgredierend nach den Fundorten relativ stark. Die Grundform bleibt dabei freilich erhalten, doch ist sie in hohem Maße abhängig von der Art der Nahrung, und eine gleichgestaltete Radula gibt noch nicht den geringsten Beweis für eine nahe (natürliche) systematische Zusammengehörigkeit. Die Pfriemenzähne der Raublungenschnecken, die ganz sicher in reiner Konvergenz entstanden sind, geben hierfür den besten Beweis.

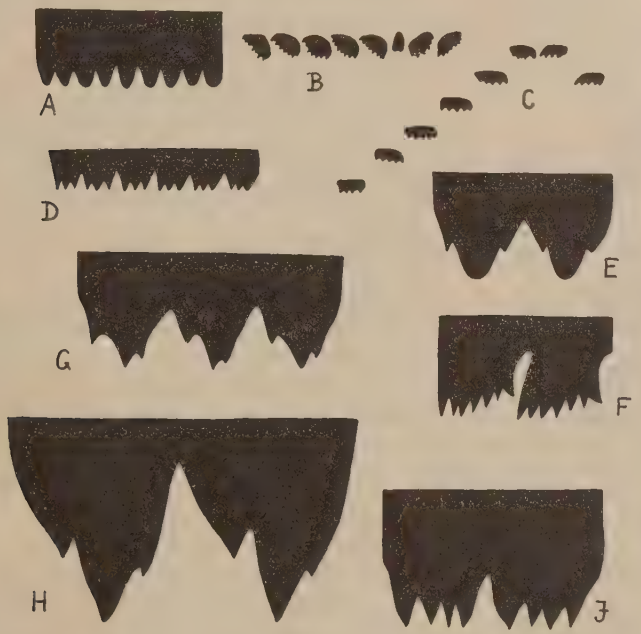
Basommatophoren (S. 315).

Für unsere einheimischen Süßwasserpulmonaten hat neuerdings Heidermanns*) die Korrelation zwischen Nahrung und Zahnform gezeigt. *Ancylus fluviatilis* besitzt eine typische Schaufelradula (Fig. 338A) zum Abschaben der an Steinen wachsenden Algen und des dort lagernden Detritus. *Acroloxus lacustris* und *Physa fontinalis* vermögen mit ihrer Bürstenradula Algen von weichen Blättern leicht abzukehren (Fig. 338B, C). Die gleiche Form zeigen die kleineren *Planorbis*arten, z. B. *Planorbis planorbis* (Fig. 338D). Anders bei *Planorbis corneus.* Einer reduzierten

*) Heidermanns, C., Über den Muskelmagen der Süßwasserlungenschnecken. Zool. Jahrb. Allg. Zool. XLI. 1924 (Lit.-Verz. 2680).

Medianreihe folgen 10 Lateralreihen, dreispitzig mit großem stumpfem Mesoconus (Fig. 338E). Zwei Reihen vierspitziger und eine Reihe zweispitziger Zähne leiten zu 25 Reihen sechs- bis siebenspitziger Marginalzähne über (Fig. 338F). Letztere wirken als Algenbürste, erstere als Detritusschaufeln und gegebenenfalls als Schneiden bei Aufnahme lebender Pflanzen. Bei *Amphipeplea glutinosa* macht sich diese zur Verarbeitung von Pflanzengewebe geeignete Einrichtung viel stärker bemerkbar, indem dreiteilige Schaufelzähne mit scharfen Spitzen auftreten

Fig. 338.



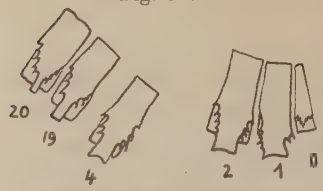
Schattenbilder einer Zähnchenreihe von: A. *Ancylus fluviatilis*; B. *Acroloxus lacustris*; C. *Physa fontinalis*; D. *Planorbis planorbis*; E. *Planorbis corneus*, Lateralzähne; F. desgl., Marginalzähne; G. *Amphipeplea glutinosa*; H. *Lymnaea stagnalis*, Lateralzähne; I. desgl., Marginalzähne. — Vergr. 1000:1. Nach Heydermanns.

(Fig. 338G). Die mehrspitzigen Marginalzähne ähneln mehr den Bürstenzähnen. Noch schärfer ist der Gegensatz bei *Lymnaea stagnalis* und *auricularia* ausgeprägt (Fig. 338H, I), deren 16 Lateralzähne dreizackig, dolchartig ausgebildet zur Aufnahme von Pflanzennahrung dienen, während die 25 Marginalzähne mit drei bis vier fast gleich langen Spitzen als Algenbürste benutzt werden, wozu die Lateralzähne gänzlich ungeeignet sind.

Entgegen Pelseneer, der für *Gadinia* eine fast verkümmerte Radula angibt, fand Schumann bei *G. peruviana* und *garnoti* eine durchaus normale Raspel, deren Formel $[1 + (59 - 75) + 1 + (59 - 75) + 1] \times 175$

bzw. $(1 + 26 + 1 + 26 + 1) \times 100$ ist. Die Form der inneren Lateralzähne ist mit einem breiten, fast rechteckigen Mesoconus und mehreren stachelartigen Außenzacken eigenartig genug (Fig. 339). Die Faltenbildungen am Pharynxboden beiderseits der Radula, die schon Pelseneer beschrieb, fand Schumann auch, ohne aber über ihre Bedeutung zur Klarheit kommen zu können. Die am Ende der Falten auftretende Cuticulaverdickung (Fig. 340) scheint nach ihm zu schwach für eine Kau- oder Reibefunktion.

Fig. 339.



Gadinia peruviana. Radulazähne. Vergr. 600:1. Nach Schumann.

Fig. 340.

Gadinia garnoti. Vordere, querverlaufende Falten aus der Decke des Pharynx. Vergr. 920:1. Nach Schumann.

Soleoliferen (S. 318).

Die Untersuchung zahlreicher Vaginulidenraspeln (2359) ergab nur geringe Differenzen in Form und Größe der Zähne, höchstens mit dem Werte von Gruppenmerkmalen.

Lissopode Stylommatophoren (S. 319).

Elasmognatha.

Grimpe und Hoffmann (2599a) konnten feststellen, daß unter den Athoracophoriden *Aneitea-Triboniophorus* stets ein gut entwickelter, dreispitziger Rhachiszahn und drei- bis vierspitzige Lateralzähne zukommen, während *Aneitea-Aneityposis* nur einen rudimentären Rhachiszahn aufweist, der auch ganz fehlen kann, und nur zwei-, höchstens dreispitzige Lateralzähne.

Unregelmäßigkeiten der Radula (S. 330).

Eine Reihe abnormer Bildungen in der Radula führt Beck von Buliminiden an, wo solche ziemlich häufig aufzutreten scheinen. So fand er zwischen zwei normalen Querreihen eine mit auffallend kleinen, verkümmerten Zähnen, die an den Seiten nur noch aus einer Querleiste ohne jegliche Zahnspitze bestanden (Fig. 341 A). Ein vorzeitiges Abrücken der Radula vom Odontoblastenpolster gibt dafür eine Erklärung. Merkwürdiger war das Auftreten von Querreihen, die nach der Mitte zu plötzlich endigen (Fig. 341 B). Weit häufiger fanden sich Unregelmäßigkeiten in den Längsreihen, wo dann alle Zähne derselben die gleiche Mißbildung zeigen: so verkümmerte Spitzen (Fig. 341 C, D) und Verwachsungen (Fig. 341 E).

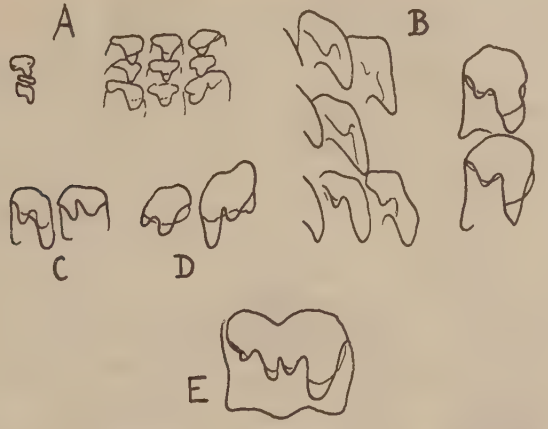
e) Die Speicheldrüsen (S. 331).

Für die Vaginuliden gibt Simroth zwei Typen an, eine kompakte, und eine lockere traubige, doch konnte ich (2359) eine solche Trennung

bestätigen, da sich zum Teil innerhalb der gleichen Art Übergänge zwischen beiden finden.

Eine Nebenspeicheldrüse wird von *Stenogyra* und *Helix lactea* angegeben, bei letzterer von Matthes (2423) als „Nalepasche Drüse"

Fig. 341.



Unregelmäßigkeiten in der Radula. A. *Buliminus obscurus*; B., D., E. *Buliminus detritus*; C. *Buliminus montanus*. — Bei C und D ein normaler Zahn neben einem mißgebildeten. Nach Beck.

bezeichnet. Bei *Buliminus* und *Vitrina* konnte keinerlei Andeutung davon gefunden werden. So scheint diese Drüse auf gewisse Gruppen beschränkt zu sein.

Histologischer Bau (S. 332).

Die Annahme, daß in den Speicheldrüsen fünf verschiedene Zellformen vorkommen, die zwei verschiedenen Entwicklungsreihen angehören, galt bislang allgemein. Nun hat neuerdings Frankenberger (2311) die Ansicht geäußert, daß nur eine Art Sekret-Ferment-Zellen existiere, und die letzten physiologischen Untersuchungen Krijgsmans*) haben dies zur Gewißheit gemacht. Nach ihm finden sich bei Hungertieren 8 Zelltypen, die, wie folgt, charakterisiert werden (Fig. 342 a—h):

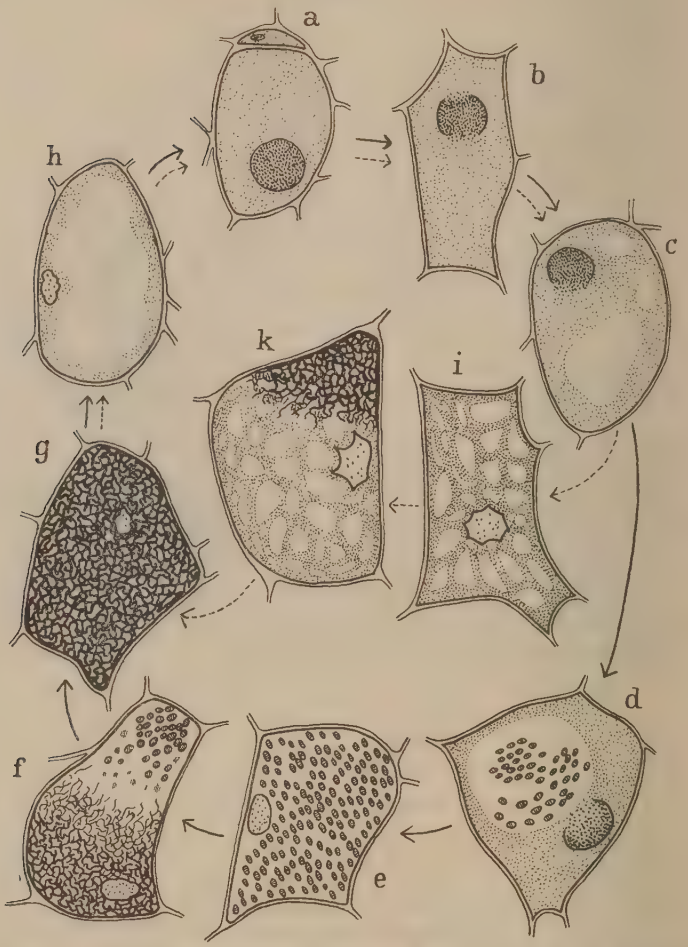
a) Kern groß, rund, blasenförmig, chromatinreich. Plasma feinkörnig in einer homogenen Grundmasse (= Pacaut & Vigiers „cellule pontuée").

b) Kern groß, rund, chromatinreich. Kernmembran teilweise verschwunden. Plasma wie in a.

*) Krijgsman, B. J., Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia*. Zeitschr. Wiss. Biol. Abt. C. Vgl. Phys., II, 1925 (Lit.-Verz. 2681).

c) Kern groß, rund bis oval, chromatinreich. Kernmembran meist teilweise verschwunden. Im Plasma Vakuolen.

Fig. 342.



Helix pomatia. Speicheldrüsenzelle im Stadium a) der Ruhe, b) der Kernmembranlösung, c) der Vakuolenbildung, d) der Granulabildung, e) der Enzymgranula, f) der Mucinbildung, g) des Mucinmaximums, h) nach der Sekretausscheidung, i) der Vakuolenbildung in einer aktivierten Drüse, k) der Mucinbildung in einer aktivierten Drüse. ——➤ Hungerbahn, ---➤ Fütterungsbahn. Vergr. 1260:1. Nach Krijgsman.

d) Kern groß, oft mit gelöster Membran, etwas chromatinärmer als bisher. Im Plasma eine große Vakuole mit körnigem Präzipitat oder strukturloser Granula (= P. & V. s. „cellule cystique").

e) Kern klein, mit wenig Chromatin, oft mit gerunzelter Membran. Plasma auf eine kleine, dem Kern anliegende Masse reduziert.

Die Vakuole füllt fast die ganze Zelle und ist prall mit gelben, glänzenden, strukturlosen Granulis beladen (= Barfurths „Speichelkugelstadium“ = Langes „Körnchenzelle“ = P. & V. s. „cellule granuleuse“).

f) Kern klein, chromatinarm, Kontur gerunzelt. Zelle teilweise mit Granula, die oft wie vakuolisiert aussieht, teilweise mit Mucinfäden erfüllt.

g) Kern klein, zackig. Zelle voller Mucinfädchen mit Alveolen dazwischen (= Montis „Schleimzelle“ = Langes „Mucinstadium“ = P. & V. s. „cellule muqueuse“).

h) Kern klein, wandständig, gerunzelt. Große, zentrale, unregelmäßig konturierte Vakuole. Plasma wandständig, homogen (= Langes „Siegelringstadium“).

Alle Zelltypen gehören einem einzigen Sekretionszyklus an, der in der angeführten Ordnung die Stadien durchläuft. Während der Nahrungsaufnahme ändert sich dieser Zyklus; die Stadien d, e, f finden sich nicht. An ihre Stelle treten zwei andere, die wie folgt aufgebaut sind (Fig. 342i, k):

i) Kern ziemlich klein, wenig gerunzelt, chromatinarm. Plasma mit zahlreichen kleinen Vakuolen (= Montis „Alveolenzellen“ = Langes „Speichelvakuolenstadium“ = Pacaut & Vigiers „cellule alvéolaire“).

k) Kern klein, mit sehr unregelmäßiger Kontur, chromatinarm. Plasma teilweise vakuolisiert, teilweise mit Mucinfäden erfüllt.

Hier wird also unter Ausschaltung der Granulaphasen die Mucinphase direkt erreicht, wie es aus den Pfeilen der Fig. 342 ersichtlich ist.

Die Abscheidung des Schleimes erfolgt nach Krijgsman durch „temporäre Kanälchen“ in das Lumen des Ausführganges, nach Frankenberger auch durch Abstoßen der ganzen Zelle, doch nur dann, wenn nach mehrmaligem Zyklus die Zelle erschöpft ist. Die Drüsenzellen sind nur die umgewandelten Epithelzellen der feinsten Verzweigungen des Speichelganges.

Die Epithelzellen des Ausführganges sind bei *Helix pomatia* prismatisch, bei *Limax maximus* flach bis zylindrisch, bei *Arion empiricorum* kubisch bis abgeplattet. Eine Bewimperung dürfte überall fehlen.

f) Verlauf und Gliederung des Darmes (Mitteldarmes) (S. 335).

1. Allgemeines (S. 335).

Es bleibt nach wie vor strittig, ob man zwischen Ösophagus und Magen noch einen weiteren Abschnitt annehmen kann, wie ein solcher bald als Kropf, bald als Vormagen bezeichnet wird. Meist erweitert sich der Ösophagus allmählich und es ist ganz willkürlich, wo man die Grenze zwischen ihm und einem „Vormagen“ angeben soll. Außerdem kann das

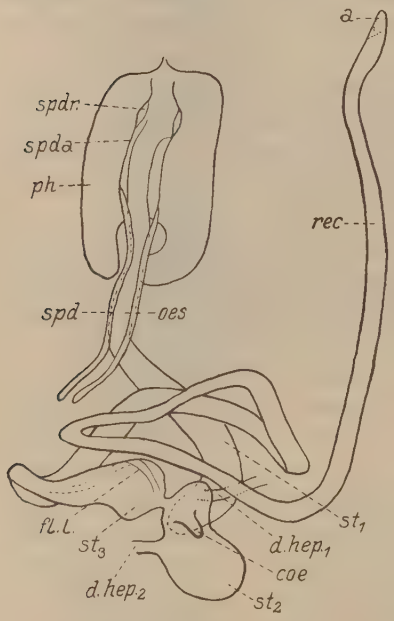
Verhalten innerhalb der Art wechseln, wie ich es bei Vaginuliden feststellen konnte. Wenn man also schon eine weitere Teilung des Vorderdarmes durchführen will, dann halte ich den Ausdruck „Kropf" für zweckmäßiger als „Vormagen".

2. Darm der einzelnen Gruppen (337).

α) Darm der Basommatophoren (S. 337).

Eine genauere Darstellung des Darmverlaufes von *Gadinia* gibt Schumann. Der Magen wird in Vor-, Muskel- und Drüsenmagen geteilt; ersteren möchte ich aber als Kropf ansprechen. Ganz am Anfang des Muskelmagens, fast noch am Ende des Kropfes, öffnet sich die vordere Mitteldarmdrüse (Fig. 343). Die hintere mündet am Ende des Muskelmagens ein, in der Nähe des Coecums.

Fig. 343.



Gadinia peruviana. Darmkanal. — *a* After; *coe.* Coecum; *d. hep*$_{1\ (2)}$ Vorderer (hinterer) „Leber"gang; *fl. l.* Pylorusfalte; *oes.* Oesophagus; *ph.* Pharynx; *rec.* Rectum; *spd.* Speicheldrüse; *spda.* Speichelgang; *spdr.* Speichelreservoir; *st*$_{1, 2, 3}$ Vorder-, Muskel-, Drüsenmagen. — Vergr. 8:1. Nach Schumann.

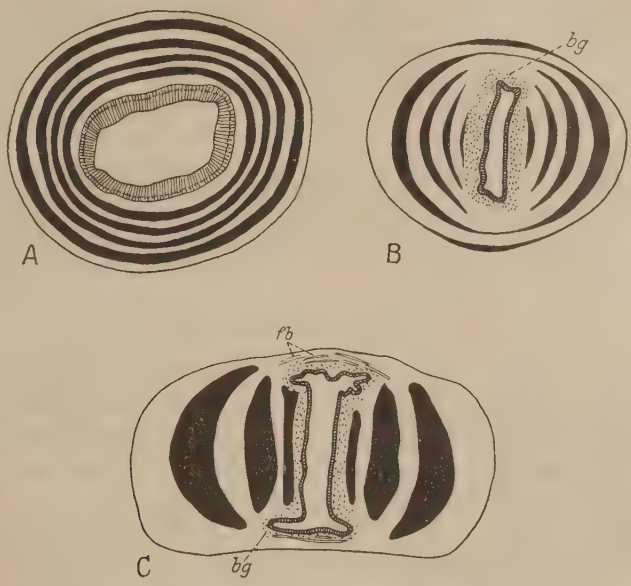
Ein solches Coecum findet sich nach Heidermanns bei allen einheimischen Arten, also auch bei *Lymnaea*, wo es nach Simroth (S. 338) fehlen sollte. Weiter gibt Simroth an, daß *Ancylus fluviatilis* zwei Blindsäckchen habe, im Gegensatz zu *Acroloxus lacustris*, dem nur eins zukomme. Heidermanns' genaue Nachprüfung konnte dies nicht bestätigen; auch diese Form hat nur ein Coecum.

Der Bau des Muskelmagens unserer einheimischen Süßwasserpulmonaten ist nach Heidermanns etwa folgender:

A. Der *Ancylus*typus, wie ihn außer *Ancylus fluviatilis* noch *Acroloxus*, *Physa* und die kleinen *Planorbis*-Arten besitzen, ist der einfachste insofern, als der Magen mehr nur eine ovale Erweiterung des Darmes darstellt. Seine Wandung besteht bei *Ancylus* und *Acroloxus* aus vier Längs- und fünf Ringmuskelschichten, die alle nur wenige Zelllagen stark sind (Fig. 344 A). Die Längsmuskeln nehmen von innen nach außen an Länge zu. Bindegewebe fehlt zwischen Epithel und Muscularis. Bei *Physa* ist die Muskulatur wesentlich schwächer entwickelt und erreicht noch nicht die Höhe des Epithels. Umgekehrt besitzen die kleinen *Planorbis*-Arten eine weit mächtigere Muscularis. Eine

Scheidung in Vorder-, Muskel- und Hintermagen ist nur bei *Ancylus* und *Acroloxus* durchführbar, wo sich der Muskelmagen als tonnenförmige

Fig. 344.

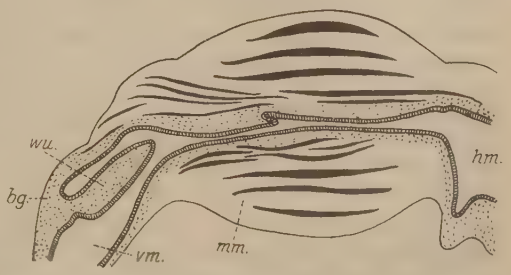


Querschnitt durch den Muskelmagen von: A. *Ancylus fluviatilis*; B. *Planorbis corneus*; C. *Lymnaea stagnalis*; *bg.* Bindegewebe; *fb.* Fibrillenbündel. — Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. — Nach Heydermanns.

Verdickung zwischen Vorder- und Hintermagen nach innen vorspringend einschiebt. Bei den anderen Arten fehlt eine solche Grenze. Ob man freilich den Vordermagen als Teil des Magens oder nicht besser als Kropf bezeichnen soll, bleibt unsicher. Anders bei dem

B. *Planorbis*typus, den *Planorbis corneus* aufweist. Hier ist der Vordermagen durch einen mächtigen Bindegewebswulst gegen den Vorderdarm hin verschließbar (Fig. 345), wodurch eine Grenze gegeben ist. Der Muskelmagen zeigt zwei seitliche, verdickte Muskelpolster; von den vier Längsmuskelschichten ist nur noch die äußerste

Fig. 345.



Planorbis corneus. Längsschnitt durch den Muskelmagen. — *bg.* Bindegewebe; *hm.* Hintermagen; *mm.* Muskelmagen; *vm.* Vordermagen; *wu.* Wulst: Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. Nach Heydermanns.

ringförmig geschlossen. Auch tritt hier zwischen Epithel und Muscularis reichlich Bindegewebe auf (Fig. 344 B).

C. Der *Lymnaea*typus, dem außer *Lymnaea* noch *Amphipeplea* angehört, ist durch zwei mächtige seitliche Muskelpolster ausgezeichnet, die oben und unten je durch ein Fibrillenbündel im Zusammenhang stehen (Fig. 344 C). Dazu tritt wieder reichlich Bindegewebe. Auch hier ist der Vordermagen mit Bindegewebswülsten ausgestattet. Diesem Typus fügt sich auch der Muskelmagen der Oncidiiden ein, der je sieben Längs- und Ringmuskelschichten aufweist.

Der Hintermagen nimmt die Ausführgänge der Mitteldarmdrüsen auf. Im Inneren ziehen sich in seiner Längsrichtung drei Bindegewebswülste hin, die zwischen sich eine zu den Mitteldarmsäcken führende Rinne einschließen.

Histologisches.

Genauere Angaben über den Magen verdanken wir Heidermanns. Die gesamte Muskulatur ist aus glatten Fasern aufgebaut. Die im lebenden Zustand stark rötliche Färbung der Muskulatur dürfte auf Anwesenheit eiweißartiger Reservestoffe beruhen. Während der gesamte übrige Verdauungstraktus bewimpertes Epithel trägt, ist dies im Muskelmagen meist nicht der Fall. *Physa fontinalis* und *Planorbis planorbis* zeigen allerdings in Anpassung an die weiche (Algen-) Kost noch Flimmerepithel, aber schon *Planorbis corneus* weist einen gestrichelten Cuticularsaum auf, der wegen des Vorhandenseins von Basalkörnern und basalwärts auslaufenden Faserwurzeln am distalen Ende der Epithelzellen aus einem Flimmerepithel hervorgegangen sein muß. Bei den übrigen Formen, den eigentlichen Sandfressern, ist ein Epithel mit dicker Cuticula vorhanden, die bei *Lymnaea stagnalis* bis 50% der Zellhöhe erreicht. Das Epithel des Hintermagens ist stets bewimpert; an zeitweise flimmerlosen Stellen sind die Zellen in Umwandlung begriffen, ihre Cilien sind verschmolzen und aufgelöst, wobei gleichzeitig ein Sekretbläschen entsteht. Nachdem dieses seinen eosinophilen Inhalt entleert hat, wird der Flimmerapparat neu gebildet. Zwischen den Flimmerzellen finden sich basophile Becherzellen, wie sie im ganzen Darmkanal mit Ausnahme des Muskelmagens vorkommen. In dem stark gefalteten Epithel der Ausführgänge der Mitteldarmsäcke reichen die Drüsen mit ihren basalen Teilen mehr oder weniger weit in das subepitheliale Bindegewebe hinein. Typische subepiteliale Drüsenzellen finden sich nur am Hintermagen. Die schon wiederholt unter dem Epithel beobachteten Kerne sind die Kerne dieser im Ruhezustand befindlichen Drüsenzellen.

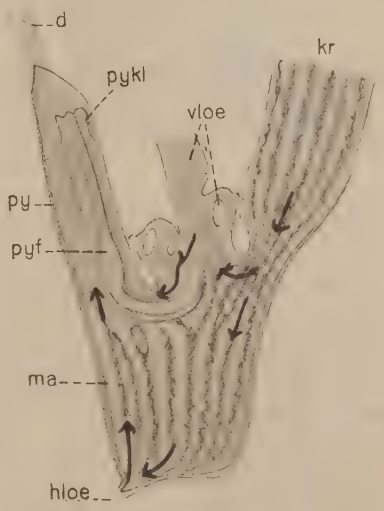
Im Coecum, das phylogenetisch gleichwertig ist den Ausstülpungen des Darmes, die zu den Mitteldarmsäcken wurden und das dem Kristallstielcoecum der Bivalven nach Entstehungsweise und Funktion homolog wie analog ist, treten die gleichen Zellelemente auf, beflimmerte Epithel-

zellen, die bläschenförmig sezernieren können und basophile Drüsenzellen.

Für den Mittel- und Enddarm der *Gadinia* macht Schumann einige Angaben, nach denen die Drüsen vom Magen an mehr und mehr zurücktreten, bis schließlich das Flimmerepithel drüsenfrei ist. Erst im Rectum treten wieder reichlich Drüsen auf, die zum Teil sehr groß sind und dann subepithelial liegen.

Für die Leber werden allgemein drei Zellarten, Kalk-, Sekret- und Resorptionszellen, angegeben. Neuerdings vertritt Peczenik*) die Ansicht, Sekret- und Resorptionszellen seien bei *Lymnaea* identisch. Die gleichzeitig erschienene Arbeit Krijgsmans stellt derartiges bei *Helix* nicht fest, so daß erneute Nachprüfungen erwünscht sind, ob bei *Lymnaea* und eventuell auch allen Pulmonaten andere als bisher angenommene Verhältnisse vorliegen.

Fig. 346.



Meisenheimeria alte. Magen von der Dorsalseite her geöffnet. Die Pfeile geben den Weg der Nahrung an. — *d.* Mitteldarm; *hloe.* hintere Leberöffnung; *kr.* Kropf; *ma.* Magen; *py.* Pylorus; *pyf.* Pylorusfalte; *pykl.* Pylorusklappe; *vloe.* vordere Leberöffnung. — Vergr. 3:1. Nach Hoffmann.

β) Darm der Soleoliferen (S. 342).

Bei Vaginuliden ist eine Dreiteilung des Magens nicht angängig, doch läßt sich ein sackförmiger Muskelmagen von einem sehr dünnwandigen Pylorusabschnitt oder auch Hintermagen trennen (Fig. 346). Letzterer ist durch eine starke Falte ausgezeichnet, die mit einer viel kleineren eine Rinne umschließt und von der Mündung des vorderen Mitteldarmsackes bis zum Pylorus zieht, wo sie klappenartig ins Lumen ragt. Die von der Pylorusfalte gebildete Leitrinne wird von einer dichten Drüsenmasse umgeben.

Einen kleinen, bohnenförmigen Körper, den Collinge an der Magenwand von *Sarasinula* (= *Vaginula*) *plebeja* (= *brunnea*) als Drüse beschrieb (vgl. S. 344), halte ich für die noch unentwickelte Zwitterdrüse.

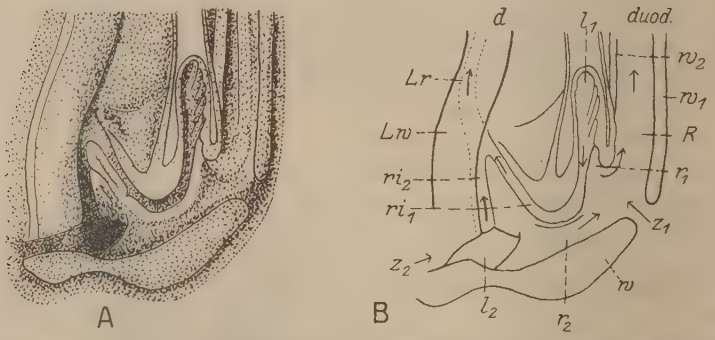
γ) Darm der Stylommatophoren (S. 347).

Über den Verlauf des Darmtractus ist nichts Neues zu erwähnen. Das innere Relief des Magens ist wiederholt untersucht worden (Beck,

*) Peczenik, O., Über intracelluläre Eiweißverdauung in der Mitteldarmdrüse von *Lymnaea*. — Zeitschr. Wiss. Biol. Abt. C. Vgl. Phys., II, 1925 (Lit.-Verz. 2682).

Eckardt, Wille, v. Haffner u. a.), doch sind dabei die älteren Angaben stets im wesentlichen bestätigt worden. Haffners neueste Darstellung (2339) der Verhältnisse bei *Helix pomatia* mag in der Fig. 347 wiedergegeben sein. Die Wülste w_1 und w_2 beginnen im hinteren Abschnitt des Kropfes (= Duodenum nach Spiro [2509] und v. Haffner) und erstrecken sich fast bis zum Ausführgang des vorderen Leberlappens (l_1).

Fig. 347.



Helix pomatia. A. Das innere Relief des Blindsackes in der Umgebung der Leberausführgänge. B. Schema dazu. — Erklärung im Text. Vergr. 4:1. Nach v. Haffner.

Sie fassen zwischen sich eine breite Rinne (*R*) ein; diese gabelt sich und führt als Rinne r_1 in den vorderen (l_1), als Rinne r_2 in den hinteren (l_2) Leberausführgang. Die Rinne r_2 wird durch den starken Wulst *W* vom eigentlichen Lumen des Blindsackes abgetrennt. Die Rinne ri_1, die aus dem hinteren Ausführgang (l_2) hinausführt, vereinigt sich mit der Rinne ri_2, die im vorderen Lebergang (l_1) ihren Ursprung nimmt, und bildet so eine breite Rinne, die Leitrinne (*Lr*), die unter dem Leitwulst (*Lw*) verläuft. Die Rinnen z_1 und z_2 bilden die Verbindung zwischen dem eigentlichen Blindsack und dem Abschnitt, der die Lebergänge aufnimmt. Je nach Stellung der Leberöffnungen ändern sich die Rinnen und Wülste nach Lage und Form bei anderen Arten.

Histologisches.

Das Epithel des Darmes besteht fast überall aus Stäbchen- oder Wimperzellen und becherförmigen Schleimzellen. Die genauesten Angaben macht v. Haffner. Wimperzellen mit langen Wimpern und deutlichem Faserwurzelapparat fand er nur im Blindsack und Anfangsteil des Mitteldarmes. Dabei beobachtete er, wie schon Erhard (2294), in unmittelbarer Nähe der Faserwurzeln unregelmäßig gestaltete Gebilde, sogenannte Chromidien (= Trophospongien nach Holmgren*). Im hinteren Ab-

*) Holmgrem, E., Über die „Trophospongien" der Nebenhoden der Maus und der Lebergangzellen von *Helix pomatia*. — Anat. Anz. XXII. 1903 (Lit.-Verz. 2683).

schnitt des Dünndarmes, sowie im Kropf-Ösophagus dagegen treten Zellen auf, deren Wimpern kürzer sind und keine Faserwurzeln aufweisen. Nach Erhard (2293), der diese Stäbchenzellen zuerst beschrieb, findet sich ein echtes Basalkorn, dann ein homogenes Stäbchen, das sich am Cilienansatz kugelig verdickt, und dann die Cilie. Haffner konnte nun vom Blindsack ausgehend in oraler und analer Richtung alle Übergänge von Wimperzellen mit wohlentwickeltem Faserwurzelapparat bis zu Stäbchenzellen ohne Basalkörperchen feststellen, so daß also letztere rückgebildete Wimperzellen sind (vgl. S. 886). Diese Wimperzellen haben, wie auch bei den Basommatophoren, die Fähigkeit einer bläschenförmigen Sekretion. Schleimzellen finden sich in allen Teilen des Darmes, wenn auch nicht überall in gleicher Häufigkeit. Dazu treten im Mitteldarm noch „Keulenzellen", die durch die Form, die Größe des Kernes und das Fehlen eines Stäbchensaumes von den Schleim- und Wimperzellen unterschieden sind und Resorptionszellen darstellen.

Die Darmmuskulatur besteht aus äußeren Ring- und inneren Längsmuskeln; letztere am Rektum fast reduziert. An dieser Stelle außerhalb der Ringmuskeln auftretende Längsmuskelstämme gehören der Körperwandmuskulatur an, nicht der Darmmuscularis.

Regeneration des Darmepithels (S. 361).

Es ist schon oben erwähnt, daß zwischen Wimper- und Stäbchenzellen Übergänge bestehen, die sich von den mittelsten Abschnitten des Darmkanales ausgehend, in beiden entgegengesetzten Richtungen verfolgen lassen. Haffner bringt damit in Zusammenhang, daß er Mitosen von Wimperzellen nur in diesen mittleren Abschnitten beobachten konnte, während die Stäbchenzellen sich nicht mitotisch zu vermehren scheinen. Die neugebildeten Wimperzellen dürften also in oraler und analer Richtung vorrücken und den Ersatz der zugrunde gegangenen Epithelzellen bilden. Hierbei erfolgt wohl die allmähliche Umbildung in Stäbchenzellen. Ob das Auftreten solcher Mitosen nach dem Winterschlaf oder nach Hungerperioden größer ist oder dann allein stattfindet, wird nicht angegeben. Es scheint eine solche Beziehung nicht zu bestehen.

VI. Die Exkretionsorgane (S. 374).

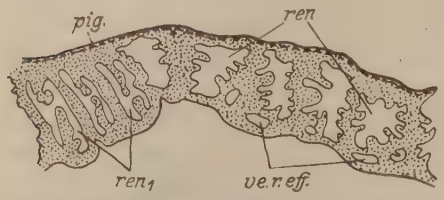
Die verschiedenen neueren Untersuchungen über die Anatomie einzelner Arten berücksichtigen auch die Niere, doch bringen sie kaum wesentliche Erweiterungen.

Basommatophoren (S. 378).

Über *Chilina* berichtet Häckel (2338) genauer. Er trennt die Niere in einen größeren linken Abschnitt, die eigentliche Niere und einen kleineren rechten, den primären Ureter. Die Niere selbst wird durch Septen, die ihrerseits lamellenartige Ausstülpungen aufweisen, gekammert

(Fig. 348). Das Exkretionsepithel zeigt den normalen Bau. Die Exkretvakuolen enthalten sehr kleine, unregelmäßige Konkretionen. Der „Ureter" zeigt ganz ähnliche Septenbildung (Fig. 348, ren_1), nur daß im Epithel die Exkretzellen fehlen. Beide Abschnitte gehen ohne scharfe Grenze ineinander über, und ein „Ureter" im eigentlichen Sinne ist also nicht abgesetzt. Ob eine echte Kammerung vorhanden ist, möchte ich noch in Zweifel setzen; denn Schumann gibt für *Gadinia* an, daß eine solche wohl bei entsprechender Schnittführung vorgetäuscht werden kann, in Wirklichkeit aber nicht existiere.

Fig. 348.



Chilina patagonica. Struktur der Niere. — *pig.* Pigment; *ren.* sekretorischer Teil; ren_1 ausführender Teil (Ureter) der Niere: *ve. r. eff.* abführende Nierenvene. — Vergr. 28:1. Nach Haeckel.

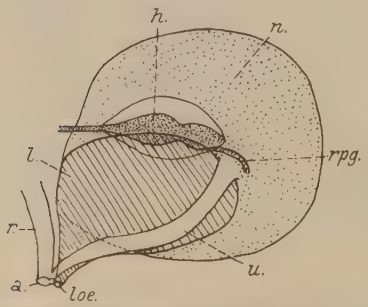
Bei *Gadinia* mündet die Niere auf einer von Flimmerepithel ausgekleideten Nierenpapille, die durch einen Sphinkter verschlossen werden kann.

Soleoliferen (S. 382).

a) Rathouisiiden (S. 382).

Odhners Darstellung (2614) der Pallialorgane von *Atopos* bringt einige Ergänzungen. Fast in der Mitte eines kreisförmigen Komplexes liegt das Pericard, das beiderseits und hinten von der Niere ringförmig umschlossen wird (Fig. 349). Der Renopericardialgang geht von der Niere nahe dem Ureterursprung aus und mündet an der rechten Seite des Vorhofs. Der Ureter läuft entlang der Hinter- und Außenseite des Lungensackes, um dann mit dem Rectum eine kurze Kloake zu bilden. Weder bemerkenswerte Schlingen, noch eine Ureterdrüse, wie beides von P. und F. Sarasin beschrieben wird, werden von Odhner angegeben, so daß die Verhältnisse immer noch nicht ganz klar liegen.

Fig. 349.



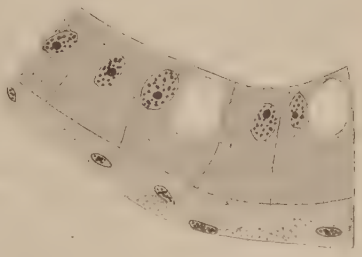
Atopos australis. Pallialorgane. — *a.* After; *h.* Ventrikel des Herzens; *l.* Lunge; *loe.* Lungenöffnung; *n.* Niere; *r.* Rectum; *rpg.* Renopericardialgang. — Leicht schematisiert nach Odhner.

c) Vaginuliden (S. 385).

Bei Vaginuliden konnte ich nie eine solche schmale, bandartige Niere feststellen, wie es P. und F. Sarasin (vgl. S. 386) angeben, so daß ich diese Befunde für nicht ganz zu Recht hinstellen muß. Die „Harn"- oder Nierenkammer ist flach. Die Nierenlamellen tragen das

typische Exkretionsepithel. Die drei Schenkel des Ureters, Ureter inferior (s. primus), der Nierenkammer direkt anliegend, Ureter medianus (s. secundus), Ureter superior (s. tertius), sind von gleicher Länge (*Phyllocaulus*) oder der Ureter inferior ist wenig länger als die beiden andern. Nur bei *Meisenheimeria* liegt das vordere Ureterknie auffallend nach hinten verschoben (vgl. Fig. 126 B, S. 385 *Vaginula willeyi* = *Meisenheimeria alte*). Der Ureter superior geht dann in einen gangartigen Raum über, etwa von der Breite der drei Ureterschenkel zusammengenommen, und dem Rektum dicht anliegend. Diese sogenannte „Lunge" kann nicht mehr als solche funktionieren (vgl. unten), sie dient lediglich der Harnleitung, weshalb ich den Namen Ureter posterior vorschlug. Auch dieser Teil zeigt wie der übrige Ureter die ins Lumen vorspringenden Falten, deren Epithelzellen vielfach Exkretvakuolen erkennen lassen (Fig. 350).

Fig. 350.



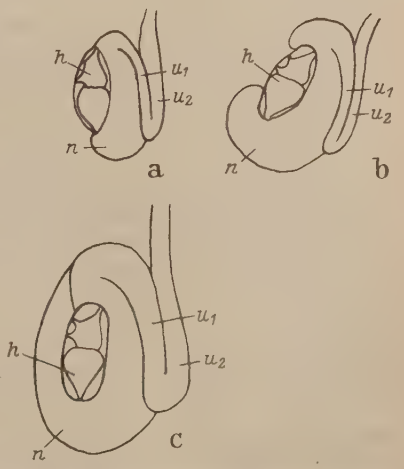
Sarasinula plebeja. Epithel des Ureter posterior. — Vergr. 1100:1. Nach Hoffmann.

Stylommatophoren (S. 393).

Arioniden (S. 394).

Auf die auffällige Beziehung zwischen Pericard und Niere bei den Philomyciden hat schon Simroth (S. 377, 394) kurz hingewiesen. Ich konnte die Verhältnisse nachprüfen (2358a) und fand tatsächlich bei dem großen *Philomycus bilineatus* das Pericard rings von der Niere umschlossen (Fig. 351 c), also wie bei unserem *Arion*. Bei der kleinsten Art, *Ph. striatus*, liegt die Niere fast nur noch rechts vom Herzbeutel und greift höchstens mit ihrem breiteren hinteren Ende ein wenig nach links hinüber (Fig. 351 a). *Ph. pictus*, von mittlerer Größe, nimmt zwischen beiden eine Mittelstellung ein; die Niere bildet hier einen nach links offenen $^3/_4$-Ring, wobei sie hinten etwas weiter übergreift als vorn (Fig. 351 b). Wie sich die amerikanischen *Philomycus*arten hierin verhalten, bedarf noch der Untersuchung.

Fig. 351.



Herz und Niere von a) *Philomycus striatus*; b) *Ph. pictus*; c) *Ph. bilineatus*. — Vergr. 5:1. Nach Hoffmann.

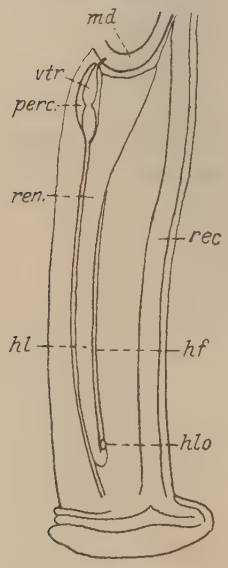
Limaciden.

Die einheimischen *Vitrina*arten weisen nach Eckardt eine Abweichung von *Vitrina draparnaldi* auf, von der Form also, die Plate (954) untersuchte. Während bei dieser Harngang und Enddarm gemeinsam in eine Kloake in der Lungenhöhle münden, öffnet sich bei jenen der sekundäre Ureter getrennt von der Lungenhöhle durch eine besondere Kloake in den Atemgang, d. h. sie zeigen das gleiche Verhalten wie *Limax*, *Amalia*, *Libania* oder *Daudebardia saulcyi*.

Raublungenschnecken.

Bei *Apera*, die Watson (2535) untersuchte, liegt die Niere fast ausschließlich links von Pericard und greift nur hinten auch nach rechts über. Der sekundäre Ureter ist wie bei *Testacella* und den Rhytididen noch nicht zum Kanal geschlossen.

Fig. 352.



Buliminus detritus. Flächenbild von Niere, Enddarm und Herz. — *hf* Harnfurche; *hl* Harnleiter; *hlo* Harnleiteröffnung; *md* Mitteldarm; *perc.* Pericard; *rec* Rectum; *ren.* Niere; *vtr.* Ventrikel. — Nach Beck.

Pupiden (S. 401).

Die langgestreckte, schlauchförmige Niere von *Buliminus*, deren vorderer Teil nur der Harnleitung dient, biegt am vorderen Ende nach hinten um und öffnet sich dann sogleich in eine nach rückwärts ziehende Furche (Fig. 352), die bis über die Hälfte der Lungenhöhle hinaus deutlich nach hinten an der dem Enddarm zugekehrten Seite zu verfolgen ist. Der Anfangsteil dieser Furche gleicht histologisch durchaus dem harnleitenden Teil des Nierenschlauches. Nach hinten zu tritt mehr und mehr der Charakter des Lungenhöhlenepithels hervor.

Histologisches (S. 377ff. u. bes. 410).

Neueres über den Bau der Nephrocyten bringt keine Arbeit. Überall werden die zylindrischen, höchstens kubischen Zellen angegeben mit basalem Kern und terminaler Vakuole, in der die Konkretionen liegen.

Abweichender lauten die Angaben über das Ureterepithel. Für *Helix* gibt Freitag (2315) im primären Ureter zwei Zellarten an, etwa kubische Zellen mit charakteristischer, zur Längsachse parallel gerichteter Plasmastreifung und mit einem deutlichen Bürstensaum, sogenannte Deckzellen und typische Kalottenzellen, wie sie Plate (954) erstmalig genauer beschrieb. Ein sternförmiges Aussehen der Deckzellen konnte er nicht beobachten. Schleimzellen fehlen, entgegen Krahelska, im primären Ureter stets. Im sekundären Ureter finden sich, außer flimmerlosen Zellen von ähnlichem Bau wie die „Deckzellen“ und Flimmerzellen ohne die

auffallende Form der Kalottenzelle, noch typische Schleimzellen. Fast genau die gleichen Angaben macht Eckardt für *Vitrina* und Matthes für *Helix pisana*, nur daß die sternförmigen Deckzellen in typischer Ausbildung vorhanden sind. Bei *Buliminus* fehlen nach Beck die Kalottenzellen, bei *Stenogyra* nach Wille auch die Sternzellen, so daß nur ein einfaches, kubisches Epithel den Ureter auskleidet. Ob die letzteren Befunde ganz sicher und nicht etwa durch ungünstige Konservierung vorgetäuscht sind, läßt sich ohne Nachprüfung nicht entscheiden. Sicher aber ist, daß die Kalottenzellen typische Flimmerzellen sind und ihre Cilien nicht, wie Simroth vermutet (S. 407), als starr betrachtet werden können, da fast alle neueren Beobachter die Flimmern nach allen Richtungen hin geordnet fanden, und nicht nur in einer bestimmten Stromrichtung.

Bei Vaginuliden fehlen Flimmer- und Stäbchenzellen stets. Die Epithelzellen sind zum Teil vakuolisiert und so als Sekretionszellen gekennzeichnet.

Renopericardialgang (S. 407).

Bis in die neueste Zeit wird fast ausnahmslos angegeben, daß die kräftigen Cilien am hohen, seltener niedrigen Epithel des Renopericardialganges stets nach der Niere zu gerichtet sind. Nur Eckardt findet bei *Vitrina pellucida* die Cilien pericardialwärts gerichtet, ein Verhalten, wie es wohl auch bei anderen Arten als zufällige Folge der Konservierung auftreten kann.

VII. Atmung und Kreislauf (S. 417).

Basommatophoren (S. 421).

a) Die Atmungsorgane (S. 418).

In der Lungenhöhle von *Gadinia* fand Schumann (2485) zwei Flimmerbänder, die von dem ebenfalls wimpernden Atemhöhlengang ausgehen, und von denen ein dorsales sehr bald aufhört, während das ventrale sich bis unter die Nierenöffnung erstreckt und wohl zum Fortschaffen der in die Mantelhöhle entleerten Nierenkonkremente dient. Ein makroskopisch sichtbares Gefäßnetz fehlt, doch liegen die Gefäße unmittelbar unter dem inneren Epithel des Daches und bilden dort ein Netz anastomisierender Blutbahnen.

Soleoliferen (S. 425).

Die Vaginuliden (S. 427).

Wie schon oben (S. 891) erwähnt, bezeichne ich den meist als „Lunge“ angegebenen Abschnitt bei Vaginuliden als Ureter posterior, d. h. halte ihn ganz als im Dienste der Harnleitung stehend. Meine eigenen Untersuchungen (2359) führten mich zu dem gleichen Schluß wie Pelseneer (934),

daß nämlich das Epithel dieses Abschnittes viel zu dick ist, als daß ein Gasaustausch stattfinden könne. Die Vaginuliden sind zu reiner Hautatmung übergegangen.

Die Rathouisiiden (S. 429).

Weder Simroths noch P. und F. Sarasins Darstellung kann Odhner (2614) ganz bestätigen. Nach ihm liegt der Lungensack rechts vom Pericard, zum Teil dies bedeckend (Fig. 349, S. 890). Nach hinten zu wird die Lunge enger und bildet dort den eigentlichen respiratorischen Abschnitt, der, wie bei den Oncidiiden, eng mit der Niere verbunden ist.

Hautatmung (S. 454).

Daß bei allen Pulmonaten, mögen sie auch eine wohlentwickelte Atemhöhle besitzen, ein Teil des Gasaustausches durch die Haut erfolgt, darf als sicher gelten, und es werden verschiedentlich hierfür besonders geeignete Anpassungen im Integument erwähnt. So bringt Schumann eine bei *Gadinia* ringförmig um den Körper laufende Lakune, wohl mit Recht, mit der Hautatmung in Zusammenhang. Auf die gleiche Bedeutung der fast kutikularlosen Einsenkungen zwischen den Hautrunzeln wies ich schon oben hin (S. 791). Von besonderer Wichtigkeit wird dies für die Vaginuliden, die, wie eben erwähnt, reine Hautatmer sind. Das Plattenepithel der Hauteinsenkungen, der relative Drüsenmangel und besonders die Sphinkterenbildung in den Blutgefäßen sind auffallende Anpassungen an die Hautatmung. Simroth (1013 und S. 455) fand bei *Sarasinula* (= *Vaginula*) *plebeja* (= *hedleyi*) ein System kommunizierender Schläuche ohne Drüsenzellen und mit flachem Epithel ausgekleidet, die er mit der Hautatmung in Verbindung bringt. Plate (957) hat dieser Auffassung mit Recht widersprochen, wie Hoffmann (2359) kürzlich nachweisen konnte. Ein derartiges Röhrensystem existiert nicht und es ist nur durch ungünstige Konservierung vorgetäuscht worden. Die Öffnungen der Röhren nach außen entsprechen den anomal eingesenkten Mündungsstellen der Hautdrüsen; die inneren Fortsetzungen sind Blutgefäße, die aber niemals mit der Außenwelt in Verbindung stehen.

b) Die Kreislauforgane (S. 459).

1. Das Herz (S. 460).

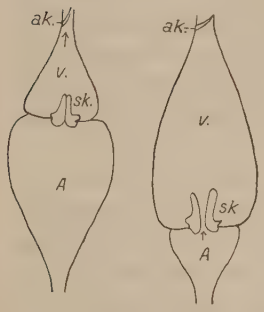
Eine Atrioventrikularklappe, wie sie schon von Cuvier (758) bei *Helix* und einigen Nacktschnecken beobachtet wurde, wird neuerdings auch von *Gadinia*, *Buliminus* und *Stenogyra* beschrieben und dürfte allen Pulmonaten zukommen.

Während bei *Helix* auch nach den neueren Untersuchungen von Schmidt (2478) weitere Klappeneinrichtungen fehlen sollen, konnte Nold (2442a) solche auffinden, und sie werden ebenso von *Buliminus* und *Stenogyra* angegeben als einfache, seitliche Klappe zwischen Ventrikel und

Aortenwurzel (Fig. 353, 354). Ich fand sie ganz ähnlich bei Vaginuliden, und Schumann beschreibt sie von *Gadinia peruviana*; doch fehlt sie bei *Gadinia garnoti*, wo nur eine Einschnürung auftritt.

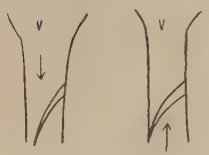
Daß die Muskeln des Herzens quergestreift sind, wurde schon oben (S. 817) erwähnt. Die übrige Histologie untersuchte kürzlich Nold. Der Vorhof und noch in viel stärkerem Maße die Herzkammer sind von einem

Fig. 353.



Helix pomatia. Umriß des Herzens in den beiden extremen Kontraktionszuständen. *A.* Atrium; *V.* Ventrikel; *ak.* Aortenklappe (nach Nold ergänzt); *sk.* Semilunarklappe. — Vergr. 4:1. Nach Schmidt.

Fig. 354.

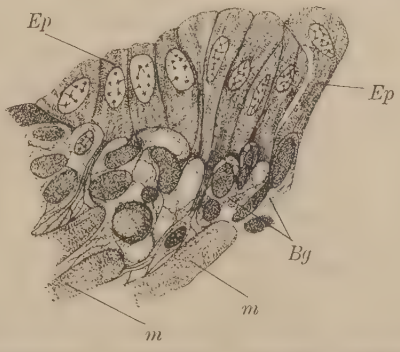


Helix pomatia. Schema der Aortenklappe. — *V* Ventrikel. Nach Nold.

Fig. 355.

Helix pomatia. Muskelgeflecht aus der Herzkammer. — Vergr. 76:1. Nach Nold.

Fig. 356.



Helix pomatia. Querschnitt durch die Herzwand. — *Bg.* Bindegewebe; *Ep.* Epithel; *m.* Muskelfasern. — Vergr. 1024:1. Nach Nold.

Gewirr zarter Muskelbündel durchzogen, die sich verzweigen, untereinander in Verbindung treten und so ein zusammenhängendes Netzwerk bilden (Fig. 355). Das Bindegewebe tritt notwendigerweise stark zurück und beschränkt sich hauptsächlich auf die bindegewebige Hülle der Muskelfasern, das Perimysium, und auf eine je nach dem Kontraktionszustand verschieden dicke Schicht unmittelbar unter dem Herzepithel (Fig. 356).

Blasenzellen, wie sie an den arteriellen Gefäßen so reichlich auftreten, fehlen am Herzen gänzlich. Die Bindegewebsschicht vermittelt den Anschluß der Muskelfasern an das Herzepithel, indem die Bindegewebsfibrillen mit den epithelialen Fibrillen einerseits in Verbindung treten und andererseits bis an das Perimysium der Muskelfasern heranreichen. Nach außen hin wird Kammer wie Vorkammer von einem einschichtigen Epithel, dem visceralen Pericard- oder Herzepithel, begrenzt, das direkt in das parietale Pericardepithel übergeht. Die Zellen besitzen je nach dem Kontraktionszustand des Herzens verschiedene Höhe und Gestalt. Die innere Auskleidung des Herzens wird ebenso wie die der Arterie vom Perimysium, d. h. vom Bindegewebe gebildet, das aber im Gegensatz zu den Gefäßen selten als Endothel deutlich zu machen ist.

Innervation des Herzens und der Gefäße (S. 462).

Auch die neueren Untersuchungen haben zu keinem sicheren Entscheid geführt, wie die Innervation des Herzens erfolgt. Nach Schmalz (2476) tritt ein Ast des Nervus intestinalis bis an das Pericard und dürfte auch das Herz versorgen. Ein Gleiches vermutete ich für die Vaginuliden.

2. Das arterielle Gefäßsystem (S. 465).

Schmidt (2478) hat das Gefäßsystem von *Helix pomatia* erneut einer genauen Untersuchung unterzogen. Während der Verlauf der Aorta fast konstant ist, sind die Seitenäste in ihren Wurzeln und Verzweigungen teilweise sehr wechselnd. Aus dem Ventrikel entspringt die Aorta, die auf ihrem Wege nach vorn folgende Äste abgibt:

a) Arteria pericardialis zur Umgebung von Pericard und Niere; sie entspringt bisweilen auch von der A. posterior.

b) A. posterior (s. intestinalis, s. Aorta hepatica) zu den Organen innerhalb der Schale, ausgenommen die Eiweißdrüse. Es können noch 1 bis 3, dem Wechsel stark unterworfene Leberarterien, vorhanden sein.

c) A. renalis, die sich aufteilt in:

- α) A. intestinalis an den Kropf.
- β) A. glandulae albuminalis zur Eiweißdrüse mit einem Seitenast zum unteren Teil des Zwitterganges.
- γ) A. uterina minor zum obersten Abschnitt des Spermoviduktes.
- δ) A. rectalis zum Enddarm.
- ε) A. renalis dorsalis et ventralis, der Rest der A. renalis, der sich dorsal und ventral der Niere aufspaltet.

d) A. receptaculi seminis zum Receptaculumbläschen; entgegen Nalepa (912) und Meisenheimer (2026) ein gesonderter Ast der Aorta.

e) A. uterina major zum Spermovidukt, Receptaculumstiel und mit seinen Enden an Vagina, Pfeilsack, fingerförmige Drüsen und Vas defe-

rens. Ganz selten hat dies Gefäß mit der A. renalis eine gemeinsame Wurzel, wie es Nalepa und Meisenheimer als Regel angeben.

f) A. salivalis zur Speicheldrüse, zum Speichelgang und in den dorsalen Pharynxmuskeln endend. Seitenäste gehen an Kropf und Ösophagus.

g) A. parietalis posterior, bald als Seitenast der A. salivalis, bald mit gesonderter Wurzel, zur Körperwand, zum Columellaris und mit einem besonderen Ast, der A. circumpallialis posterior, an den hinteren Mantelrand.

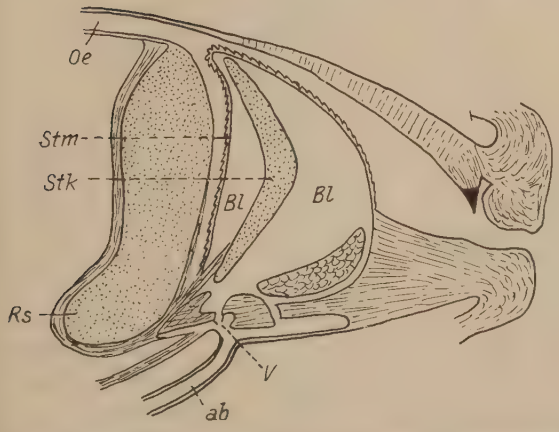
h) A. circumpallialis anterior selten mit den beiden vorigen gemeinsam wurzelnd zum vorderen Mantelrand.

Kurz nach dem Durchtritt durch den Schlundring gabelt sich die Aorta in:

i) A. pedalis (s. recurrens), die scharf nach hinten umbiegend auf der inneren Oberfläche des Fußes verläuft und Seitenäste in dessen Muskulatur abgibt.

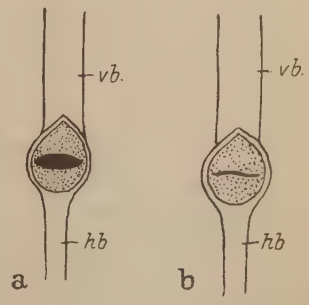
k) A. buccalis zur Umgebung des Mundes. Ein Seitenast geht zur Radulatasche und ein zweiter ins Innere des Pharynx. Hier teilt er sich nicht weiter auf, sondern mündet in einen Raum, der von der Radula bzw. der unter ihr liegenden elastischen Membran gebildet wird (Fig. 357). Das Blut wirkt dort rein mecha-

Fig. 357.



Helix pomatia. Sagittalschnitt durch den Pharynx. — *ab* Arteria buccalis; *Bl* Blutraum; *Oe* Ösophagus; *Rs* Radulasack; *Stk* Stützknorpel der Radula; *Stm* Stütz-(elast.) Membran; *V* Ventil. — Vergr. 6:1. Nach Schmidt.

Fig. 358.

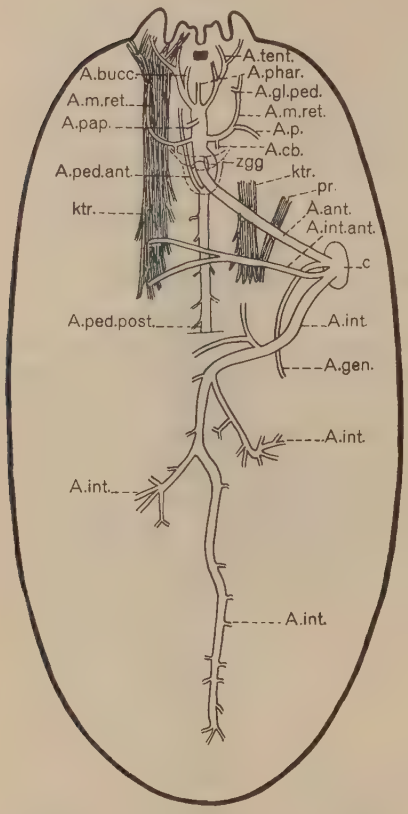


Helix pomatia. Buccalventil. a) geöffnet, b) geschlossen. — *hb* Zungenscheidenarterie; *vb* vorderer Ast der Buccalarterie. — Vergr. 12:1. Nach Schmidt.

nisch zum Straffhalten der Radulamembran. Am Eingang zu diesem Blutraum findet sich eine Art Ventil oder besser ein Sphinkter (Fig. 358).

l) A. cephalica dextra et sinistra (s. Arteria cerebralis), die jederseits dicht an der Ursprungsstelle der A. buccalis als starker Ast abzweigt. Außer kleinen Ästchen zum Gehirn gehen aus ihr hervor:

Fig. 359.



Meisenheimeria alte. Topographie des Blutgefäßsystems. Typus A. — *A. ant.* Arteria anterior; *A. bucc.* Arteria buccalis; *A. cb.* A. cerebralis; *A. gen.* A. Arteria genitalis; *A. gl. ped.* A. glandulae pedalis; *A. int.* A. intestinalis; *A. int. ant.* A. intestinalis anterior: *A. m. ret.* A. musculi retractoris; *A. p.* A. penis; *A. pap.* A. papillaris; *A. ped. ant.* (med., post.) A. pedalis anterior (media, posterior); *A. phar.* A. pharyngealis; *A. tent.* A. tentacularis; *c* Herz; *ktr.* Kopf-Tentakel-Retraktor; *pr.* Penisretraktor; *zgg* Zentralnervensystem. — Vergr. 3:1. Nach Hoffmann.

α) A. tentaculi, sich für großen und kleinen Tentakel gabelnd. Jedes dieser Gefäße teilt sich abermals für die inneren bzw. äußeren Teile der Fühler. Es existieren also 4 Tentakelarterien mit je 2 Zweigen, die als

1. A. tentaculi majoris dextri:
   α) A. tent. maj. dextri interior;
   β) A. tent. maj. dextri exterior;
2. A. tentaculi minoris dextri:
   α) A. tent. min. dextri interior usw.

bezeichnet werden können.

β) A. penis als Seitenast der A. tent. maj. dext. zu Penis und Flagellum.

γ) A. cephalico-parietalis dicht neben der rechten A. cerebralis entspringend zur Region der Geschlechtsmündung.

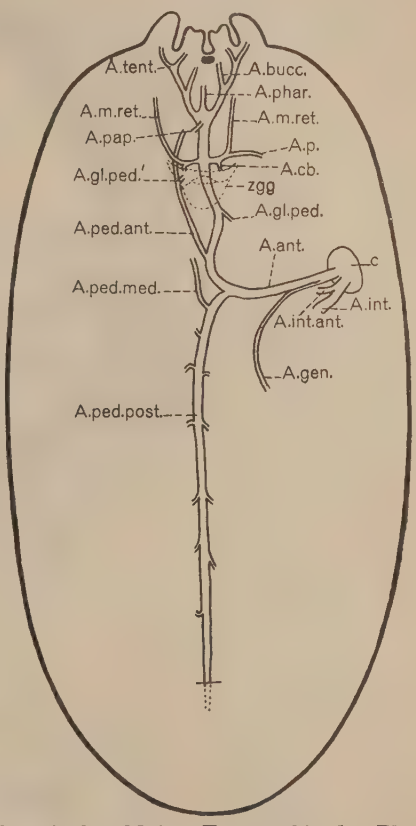
δ) A. parietales anteriores, wieder paarig mit der Wurzel an der Basis der Cerebralarterien zur mittleren und dorsalen Körperwand.

Soweit die neueren Arbeiten über andere Stylommatophoren das arterielle System berücksichtigen, findet sich prinzipiell die gleiche Anordnung. Die Zahl der von der Aorta abgehenden Gefäße wird allerdings stets viel geringer angegeben, was zum Teil wenigstens darauf zurückzuführen ist, daß keine Injektionen

vorgenommen werden konnten, wodurch kleinere Äste der Beobachtung entgangen sein dürften.

Von den Soleoliferen habe ich die Vaginuliden untersucht, allerdings auch ohne Injektion. Eine gemeinsame Aorta fehlt. Vielmehr gehen vom Herzen zwei starke Arterien ab, die A. anterior und A. intestinalis. Jede entsendet sehr nahe ihrer Wurzel je ein größeres Gefäß, erstere die A. genitalis, letztere die A. intestinalis anterior. Keller (2375) irrt also, wenn er diese vier Arterien alle gesondert vom Herzen entspringen sah. Die Verzweigungen ergeben sich aus den Figg. 359 und 360. In der Abspaltung der A. pedalis posterior lassen sich zwei Typen unterscheiden, je nachdem sie unter (Fig. 359, Typus A) oder hinter (Fig. 360, Typus B) dem Gehirn liegt. Bei Typus B tritt dann noch eine A. ped. media auf.

Fig. 360.



Sarasinula plebeja. Topographie des Blutgefäßsystems. Typus B. — Abkürzungen wie in Fig. 359. — Vergr. 3:1. Nach Hoffmann.

Histologisches (S. 467).

Nach Nolds letzten Untersuchungen (2442a) zeigen sämtliche Arterien, auch die kleinsten, soweit sie nicht in ein Gewebe eindringen, den gleichen Bau. Zu äußerst findet sich ein mehrschichtiges (Fig. 361a), bei kleinen Arterien einschichtiges (Fig. 361b), lakunäres Gewebe, die Verbindung von Bindegewebe mit großen blasigen Zellen, den sogenannten Leydigschen Zellen oder Langerschen Blasen, die neben Fett und Kalk reichlich Glykogen enthalten. Nach innen folgt eine Längs- und weiter eine Ringmuskelschicht (Fig. 361). Die einzelnen Fasern sind von dem reichlich entwickelten interfasciculären Bindegewebe umgeben, das allseitig an das Perimysium der Fasern herantritt. In beiden Muskelschichten finden sich auch elastische Fasern. An den kleinen Arterien und Kapillaren kann die an sich schwächere Längsmuskulatur ganz fehlen. Den Abschluß nach innen bildet dann ein Endothel, d. h. das Bindegewebe ist im Inneren des Rohres so angeordnet, daß eine gut sichtbare, zellige Auskleidung vorhanden ist.

Fig. 361 a.

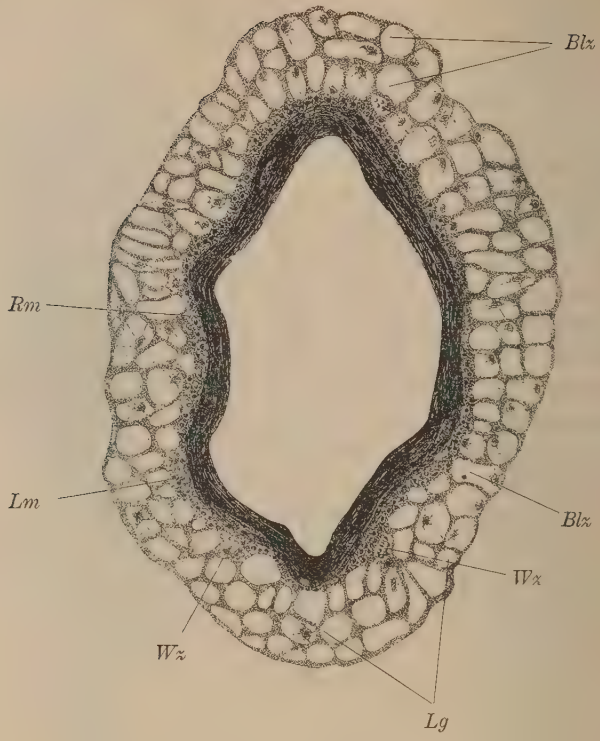
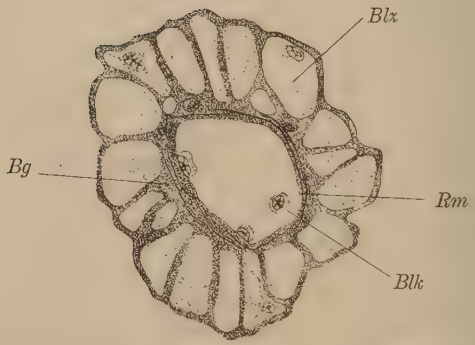


Fig. 361 b.



Helix pomatia. Querschnitt a) durch die Aorta, b) durch eine kleine Leberarterie. — *Blk* Blutkörperchen; *Blz* Blasenzelle; *Lg* lakunäres Gewebe; *Lm* Längsmuskulatur; *Rm* Ringmuskulatur; *Wz* Wanderzellen. — Vergr. a) 120:1; b) 672:1. Nach Nold.

3. Das venöse System (S. 470).

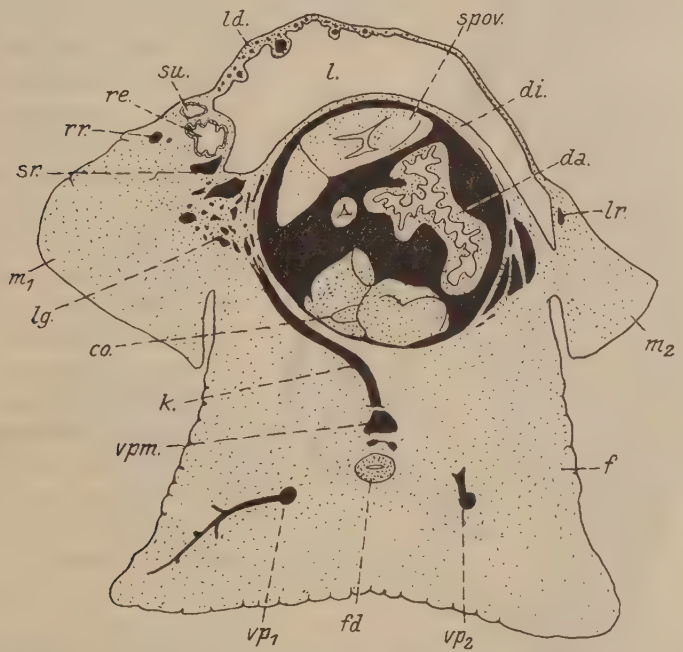
Gehen wir wieder von *Helix pomatia* aus, die Schmidt zuletzt untersuchte.

α) Die Körpervenen (S. 471).

Entgegen Simroths Angabe, bei den Gehäuseschnecken *Helix* und *Zonites* fehlten die großen Venenstämme im Fuß (S. 471), sind deren drei vorhanden:

Venae pedales laterales, die sich genau wie bei *Limax* verhalten. Sie liegen vollkommen symmetrisch zu beiden Seiten der Fußdrüse (Fig. 362), beginnen am hinteren Fußende mit zahlreichen Verästelungen

Fig. 362.



Helix pomatia. Querschnitt in der Lungengegend. — *co.* Columellaris; *da.* Darm; *di.* Diaphragma; *f* Fuß; *fd* Fußdrüse; *k.* verbindender Kanal zwischen Fußvene und Circulus venosus; *l.* Lungenhöhle; *ld.* Lungendach; *lg.* lakunäres Gewebe unter dem rechten Diaphragmarande; *lr.* linke Randvene; m_1, m_2 Mantelwulst; *re.* Rectum; *rr.* rechte Randvene; *su.* sekundärer Ureter; *spov.* Spermovidukt; *sr.* Sinus rectalis; vp_1, vp_2 laterale Fußvenen; *vpm.* mediale Fußvene. — Vergr. 5:1. Nach Schmidt.

und durchziehen in gerader Richtung den ganzen Fuß bis zum Kopf, wo sie in Bluträume übergehen. Zahlreiche Nebenzweige laufen schräg nach unten in die seitlichen Teile des Fußes.

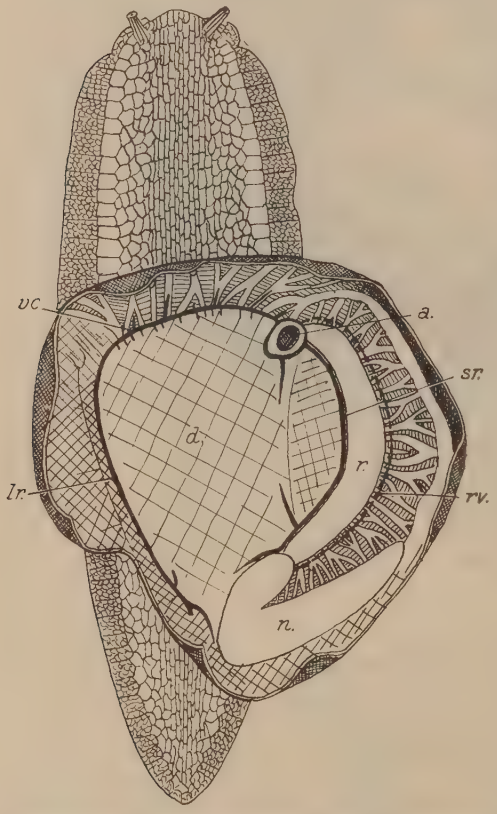
Vena pedalis media, die median oberhalb der Fußdrüse verläuft. Sie beginnt hinten ebenfalls mit Verästelungen und erweitert sich nach vorn hin zu einem größeren Sammelraum, von dem ein Kanal nach oben und dann nach rechts abgeht und sich nach einem lakunären Gewebe an der Innenseite des rechten Diaphragmarandes wendet. Das Gewebe steht

mit dem Circulus venosus in Verbindung. Zwischen den drei Fußvenen existieren direkte Verbindungen.

Der Circulus venosus (Fig. 363) wird gebildet aus der:

a) Vena magna, rechte Randvene, die am Apex beginnt, an der rechten Kante des Eingeweidesackes herab bis zum Mantelwulst verläuft und hauptsächlich das Blut aus Leber und Darm abführt.

Fig. 363.



Helix pomatia. Lungenhöhle geöffnet, mit Circulus venosus (die punktierte Linie gibt die ungefähre Lage der rechten Randvene [*rv.*] an). — *a.* Atemloch; *d.* Diaphragma; *lr.* linke Randvene; *n.* Niere; *r.* Rectum; *sr.* Sinus rectalis; *vc.* Vena circularis. — Vergr. 1,2:1. Nach Schmidt.

b) Sinus (Vena) rectalis, der an beiden Enden mit dem Circulus venosus in Verbindung steht, dem also Endverzweigungen fehlen. An der hinteren Lungengrenze geht er von der rechten Randvene ab, unter dem Rektum hindurch und an dessen linker Seite nach vorn, wo er fast gleichzeitig mit der Vena magna in den Atemlochringkanal mündet.

c) Vena circularis, die vom Atemlochringkanal ausgeht, am vorderen Mantelrand entlang läuft und so die rechte Randvene verbindet mit der

d) Vena columellaris oder linken Randvene, die am hinteren, linken Lungenrand nach hinten zieht.

Dazu kommen noch kurze, aber weite Nebenäste, die als Verbindungskanäle mit den zunächstliegenden Bluträumen der Leibeshöhle aufzufassen sind.

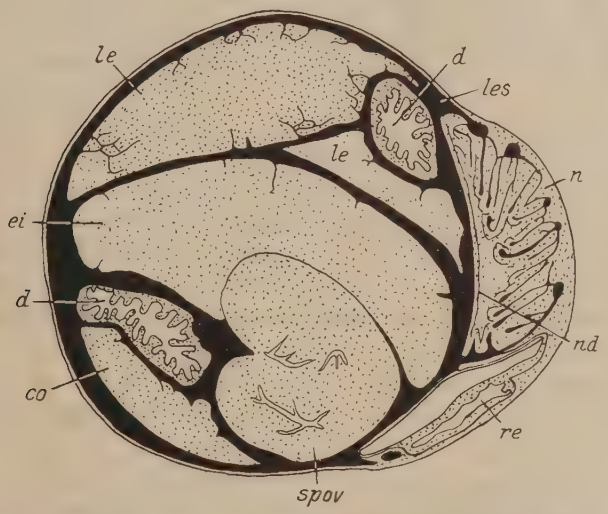
Die Bluträume der Körperhöhle trennt Schmidt in Übergangsgefäße, Wandgefäße und zentralen Hohlraum. Erstere sind die Fortsetzungen der Arterien und stellen kleine Räume dar, die mit der Leibeshöhle durch Ostien in der alle Organe umhüllenden Bindegewebshaut in Verbindung stehen. Die Wandgefäße sind nur rings an der ganzen inneren Oberfläche der Körperhülle zu finden und bilden ein System von Kammern. Der zentrale Hohlraum besitzt keinerlei Kammerung. Daß dies nicht ganz

richtig ist, hat Kiskers Untersuchung (2378) der interstitiellen Bindesubstanzen gezeigt, die oben (S. 806) kurz skizziert wurde. Danach ist es auch nicht zweckmäßig, die „Wandgefäße" gesondert aufzuführen.

β) Die Lungenvenen (S. 473).

Zahl und Anordnung der Lungengefäße ist starkem Wechsel unterworfen. Die Anordnung der Vasa afferentia, die das Blut aus dem Circulus venosus heranführen, und der Vasa efferentia, die es in der Lungenvene sammeln, ist seit längerem bekannt. Bemerkenswert ist, daß die Vasa afferentia am rechten Lungenstreifen ihre Wurzeln nicht im Circulus venosus haben, sondern in den Falten des sekundären Ureters.

Fig. 364.



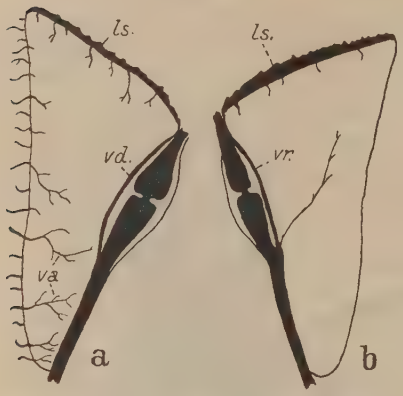
Helix pomatia. Schnitt durch den Eingeweidesack mit injiziertem Venensystem. — *co* Columellaris; *d* Darm; *ei* Eiweißdrüse; *le* Leber; *les* Lebersinus; *n* Niere; *nd* Nierendeckel; *re* Rectum (schräg); *spov* Spermovidukt. — Vergr. 10:1. Nach Schmidt.

Das Blut muß also, um von der Randvene in die Lunge zu gelangen, zunächst die poröse Wandung der Vene durchdringen und sich dann in dem unter dem Darm und Ureter befindlichen lakunären Gewebe verbreiten, von wo es in die Ureterfalten eindringen und zu den zuführenden Lungengefäßen gelangen kann.

In den Nierenkreislauf gelangt einmal arterielles Blut, das aus den abführenden Gefäßen des rechten Lungendivertikels stammt, und dann venöses Blut aus dem zwischen Nierendeckel und Leber bzw. Darm gelegenen Lebersinus, der rings um den ganzen Trichterrand der Niere mit den Nierengefäßen in offener Kommunikation steht (Fig. 364). Die Ableitung des gereinigten Nierenblutes geschieht durch Gefäße, die sich in

den terminalen Enden der Nierenlamellen finden. Ein Teil dieser abführenden Nierengefäße mündet direkt in die Lungenvene, die übrigen vereinigen sich in zwei Renalvenen, einer dorsalen und einer ventralen (Fig. 365), die unmittelbar am Übergang der Lungenvene in den Vorhof in erstere münden.

Fig. 365.



Helix pomatia. Niere: a) Dorsalseite mit den oberflächlich zuführenden Nierengefäßen *va*); b) ventrale Seite. — *ls.* Blutraum zwischen Leber und Niere; *vd.* dorsale, *vr.* ventrale Nierenvene. — Vergr. ca. 3:1. Nach Schmidt.

Die zur Ernährung dienenden arteriellen Gefäße auf der Oberfläche der Niere (A. renales) wurden bereits oben (S. 896) erwähnt.

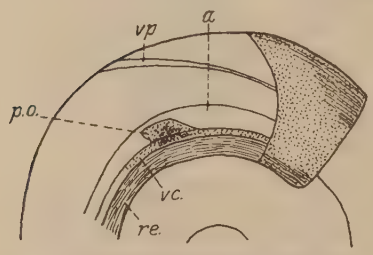
Andere Stylommatophoren und Soleoliferen (S. 475).

Es liegen einige Angaben über Vitrinen, *Stenogyra* und *Buliminus* vor, die aber so kurz sind, daß kein klares Bild zu gewinnen ist. Im wesentlichen scheinen die gleichen Verhältnisse wie bei *Helix* vorzuliegen. Auffallend ist, daß für *Vitrina* nur eine große Fußvene unterhalb der Fußdrüse angegeben wird. Der Nierenkreislauf bleibt unberücksichtigt.

Bei Vaginuliden fand ich:

Sinus pedalis dexter et sinister, die durch Kanäle in Verbindung stehen mit dem

Fig. 366.



Hyalinia lucida. Das pulsatorische Organ an der Ringvene. — *a* Ureter; *p. o.* pulsator. Organ; *re.* Rectum; *vc.* Vena circularis; *vp* Vena pulmonalis. — Nach Mermod.

Sinus lateralis sinister. Dieser gibt etwa in Höhe des Herzens einen Sinus ab, der über den Rücken hinweg zum vorderen Zipfel des Atriums führt.

Sinus lateralis dexter posterior, dem linken Sinus entsprechend, der zwischen Rektum und Ureter bzw. Niere und Ureter zum hinteren Atriumzipfel zieht.

Sinus lateralis dexter anterior, der in der vorderen Hälfte der rechten Körperseite liegt und etwa am Kehrpunkt der konvexen Seite des sichelförmigen Atriums in dieses mündet.

Eine Besonderheit berichtet kürzlich Mermod*) von *Hyalinia lucida.* Er fand an der dem Rektum dicht anliegenden Ringvene ein pulsatorisches

*) Mermod, G., Notes sur un apparail pulsateur chez *Hyalina lucida* Drap. Rev. Suisse Zool. XXVIII. 1921 (Lit. Verz. 2684).

Organ, das bruchsackartig in den daneben verlaufenden Urter vorspringt (Fig. 366). Bei einem etwa 1 cm großen Tier besaß dieses Organ eine Länge von etwa 1 mm und eine Höhe von $^1/_2$ mm. Über den feineren Bau konnte er noch nicht ins klare kommen, besonders nicht über zwei Muskelbänder, von denen das eine an der Spitze, das andere an der dem Ureter zu gelegenen Wand des Organes ansetzt.

Ein ähnliches Organ ist, soviel ich sehe, bisher noch nirgends beschrieben worden. Wohl aber gibt Eckardt (2288) für *Vitrina* an, daß man am rechten Rand, zwischen Rektum und sekundärem Ureter, an den Pulsationen den großen venösen Sinus erkennen kann, dessen Kontraktionen mit denen des Herzens korrespondieren, während dies nach Mermod bei *Hyalinia*, wo das Organ 75—100 Pulsationen pro Minute gegenüber 56 des Herzens macht, nicht der Fall ist. Es scheint also hier eine Konzentration der kontraktilen Venenwandung auf einen eng umschriebenen Bezirk und damit eine Veränderung im Pulsationsverlauf eingetreten zu sein.

Histologisches.

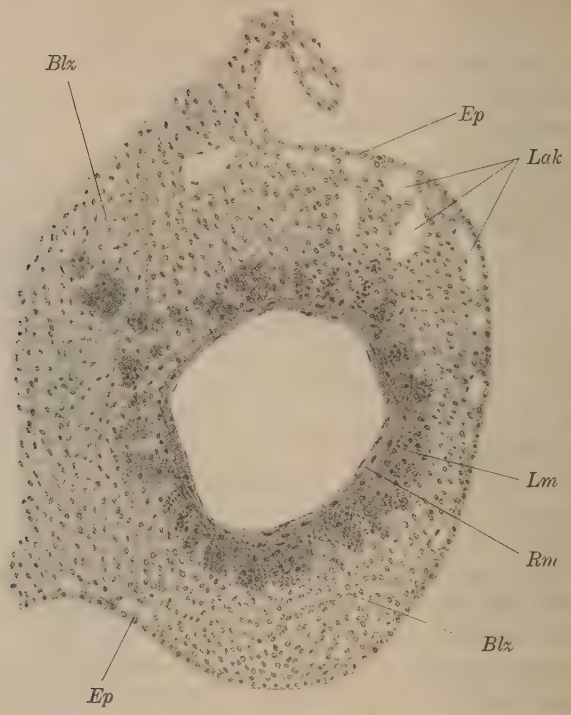
Daß den lakunären Bluträumen irgendwelche histologischen Differenzierungen, etwa eigene Wandungen, zukämen, war kaum anzunehmen, und Nold zeigt auch, daß davon keine Rede sein kann. Ebenso fehlen den Körpervenen jegliche Sonderbildungen. Die Lungengefäße dagegen zeigen einen Bau, der dem der Arterien ziemlich ähnlich ist, nur daß die Muskelschichten weniger zahlreich sind, stellenweise auch fehlen können, so daß die Blasenzellen den Hohlraum begrenzen. Ein Endothel ist überall vorhanden.

Die Verbindung zwischen zu- und abführenden Lungengefäßen erfolgt durch ein weitverzweigtes, kommunizierendes Lakunensystem, das dicht unter dem Lungenhöhlenepithel ausgebreitet ist (Figg. 367 und 368).

4. Zirkulationsorgane der Basommatophoren (S. 477).

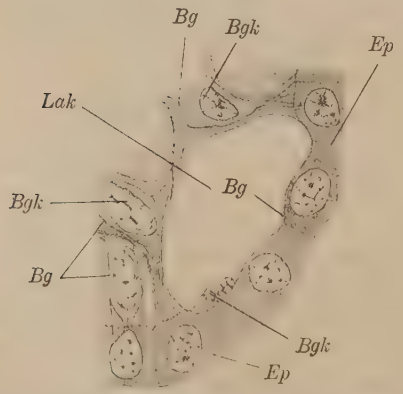
Über den Aortenverlauf von *Chilina* macht Häckel (2338) einige Angaben (Fig. 369). Die Aorta teilt sich kurz hinter dem Ventrikel in die A. anterior und A. posterior. Letztere läuft oberflächlich zwischen Magen und Mitteldarm, wendet sich dann nach hinten und geht an der Columellarseite bis zum Apex. Sie gibt Äste an Magen, Darm und Leber ab. Die A. anterior geht nach vorn, schickt zunächst zwei Äste an die Genitalien, zieht dicht über die Pedalkommissuren hinweg und spaltet sich dann in mehrere Gefäße auf. Von diesen treten zwei zur vorderen Kopfwand, zwei an den Pharynx, eines an den Penis, drei oder vier in den Fuß, jederseits eins an das Nervensystem und zwei dünne Gefäße, die an den beiden Visceralkonnektiven entlang laufen. So stimmen also

Fig. 367.



Helix pomatia. Querschnitt durch ein Lungengefäß. — *Blz* Blasenzellen; *Ep* Epithel; *Lak* Atemlakune; *Lm* Längsmuskulatur; *Rm* Ringmuskulatur. — Vergr. 120:1. Nach Nold.

Fig. 368.



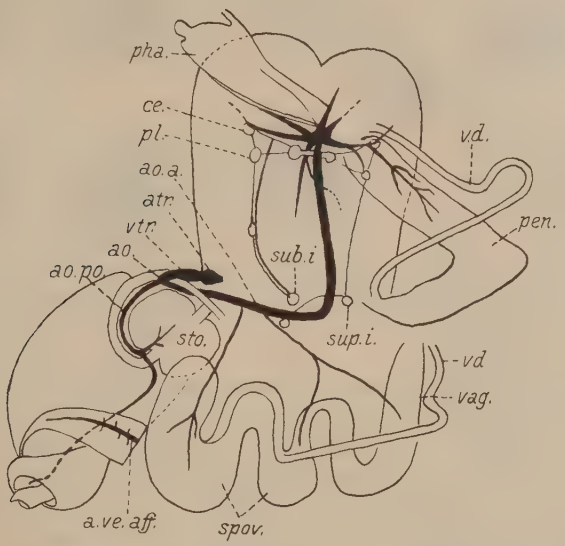
Helix pomatia. Querschnitt durch eine Atemlakune (*Lak.*). — *Bg* Bindegewebe; *Bgk* Bindegewebskern; *Ep* Epithel. — Vergr. 1024:1. Nach Nold.

die Verhältnisse in der Hauptsache mit denen von *Helix* überein. Auch das venöse System scheint sich im Prinzip ebenso zu verhalten, doch ist aus Häckels Darstellung keine völlige Klarheit zu gewinnen. Er gibt eine Mantelrandlakune an, eine weitere im unteren Mantellappen und eine am Kaumagen. Ob Fußvenen vorhanden sind, wird nicht erwähnt. Hingegen scheint ein normaler Circulus venosus zu existieren, auch eine Vena rectalis. Ganz unklar bleibt der Lungen- und

Nierenkreislauf, doch dürfte er keine auffallenden Besonderheiten aufweisen.

Gadinia, die Schumann (2485) untersuchte, gleicht im arteriellen System durchaus einer *Helix.* Über das venöse System konnte er mangels

Fig. 369.



Chilina dombeyana. Arterielles Gefäßsystem. — *ao.* Aorta; *ao. a.* Aorta anterior; *ao. po.* Aorta posterior; *a. ve. aff.* zuführende Nierengefäße; *atr.* Atrium; *ce.* Cereabralganglion; *pen.* Penis; *pha.* Pharynx; *pl.* Pleuralganglion; *spov.* Spermovidukt; *sto.* Magen; *sub. i.* Subintestinal-, *sup. i.* Supraintestinalganglion; *vag.* Vagina; *vd.* Vas deferens; *vtr.* Ventrikel. — Vergr. 6:1. Nach Häckel.

Injektionen nicht zu abschließenden Urteilen kommen. Er trennt einen Kopfblutsinus und einen Visceralsinus. Aus beiden gelangt das Blut in einen Nackensinus, von wo es zur Lunge tritt. Der Lungen- und Nierenkreislauf bietet keine Besonderheiten.

5. Das Blut oder die Hämolymphe (S. 478).

Auf die neueren Angaben über die chemische Zusammensetzung und die physiologische Funktion des Blutes kommen wir später im Zusammenhang zurück. Hier sollen nur die Befunde von Nold (2442a) über die

Blutzellen (S. 479)

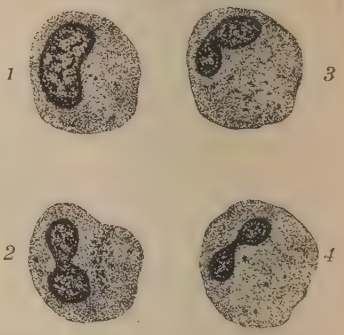
Erwähnung finden. Die Amöbocyten sind farblos — denn der blaue Farbstoff des Blutes ist nur an das Plasma gebunden — und sind einer ziemlich lebhaften, amöboiden Bewegung fähig. Die jüngsten Blutkörper-

chen besitzen einen großen, stark chromatinhaltigen Kern, der nur von einer schmalen Plasmazone umgeben ist (Fig. 370a). Allmählich nimmt

Fig. 370.

Helix pomatia. Amöbocyten. *c*, *d*, *e*, *f* mit Granula, *d* Phagocyt. — Vergr. 1400:1. Nach Nold.

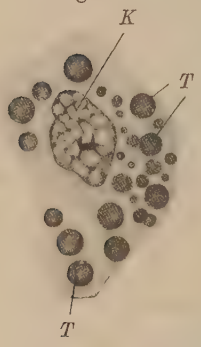
Fig. 371.



Helix pomatia. Amöbocyten mit verschiedenen Kernformen und Granula. — Vergr. 1475:1. Nach Nold.

das Plasma zu, das Chromatin des Kernes wird schollenartiger und spärlicher. Zugleich treten im Plasma Granulationen auf, die Nold für Bildungsprodukte des Kernes hält (Fig. 370b, c, e). Als letztes Stadium ist wohl die phagocytäre Eigenschaft zu nennen (Fig. 370d). Dann beginnt die Degeneration, die besonders an den abweichenden Kernformen kenntlich wird (Fig. 371). Die öfters auftretende hantelförmige Gestalt des Nucleus legte den Gedanken nahe, daß hier eine amitotische Teilung eingeleitet wird. Da aber keinerlei Anzeichen einer Plasmadurchschnürung zu finden sind, dürfte es sich nur um degenerierende Kerne kurz vor dem Zerfall handeln. Die Frage nach der Bildungsstätte und der Vermehrung der Amöbocyten bleibt also nach wie vor ungelöst.

Fig. 372.



Helix pomatia. Wanderzelle (Trophocyt). — *K* Kern; *T* Trophochondrien. — Vergr. 1380:1. Nach Nold.

Eine zweite Art der Blutelemente, die Wander- oder Körnerzellen, kommen in ihrer typischen Form (Fig. 372) nur in den Geweben vor. Wegen ihrer Funktion beim Nahrungstransport nennt sie Nold „Trophocyten" und ihre Plasmaeinschlüsse „Trophoblasten". Die Trophoblasten sind ganz andersartige Bildungen als die Granulationen der Amöbocyten. Sie entstehen aus der intramolekular aufgenommenen Nahrung, sind also „Nahrungsballen", d. h. ergastische Bildungen. Die Trophocyten entstehen aus Blutkörperchen, die den jugendlichen Amöbocyten durchaus ähnlich sind.

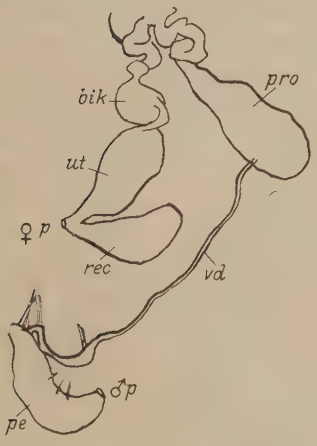
VII. Die Geschlechtswerkzeuge (S. 484).

a) Basommatophoren (S. 487).

Lymnaea und *Ancylus* (S. 498).

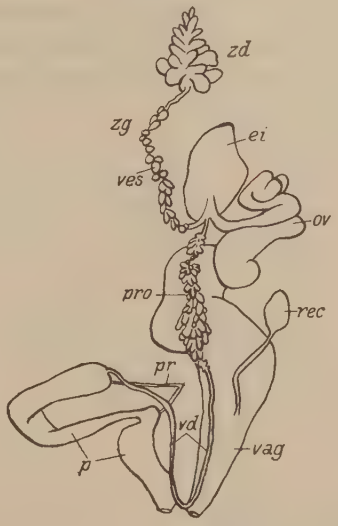
Daß bei den Lymnaeiden die Form der Bursa als Artmerkmal Verwendung finden kann, wird schon von Simroth angedeutet (S. 499). Nach Soos (2502) ist bei *L. auricularia* und *stagnalis* die Bursa langgestielt und kugelig, bei *L. ovata* aber ungestielt, ei- oder sackförmig (Fig. 373). Roszkowski (2472), der schon vorher auf diese Unterschiede

Fig. 373.



Lymnaea ovata. *bik* birnförmiger Körper; ♂ ♀ *p* männlicher und weiblicher Porus; *pe* Penis; *pro* Prostata; *rec* Receptaculum; *ut* Uterus; *vd* Vas deferens. — Nach Soos.

Fig. 374.



Physa fontinalis. — *ei* Eiweißdrüse; *ov* Ovidukt; *p* Penis; *pr* Penisretractor; *pro* Prostata; *rec* Receptaculum; *vag* Vagina; *vd* Vas deferens; *ves* Vesicula seminalis; *zd* Zwitterdrüse; *zg* Zwittergang. — Nach Soos.

hinwies, stellte daraufhin fest, daß z. B. *L. profunda* nicht, wie die Schale vermuten läßt, zu *L. stagnalis*, sondern zu *L. ovata* gehört und dieser als Variation angereiht werden muß.

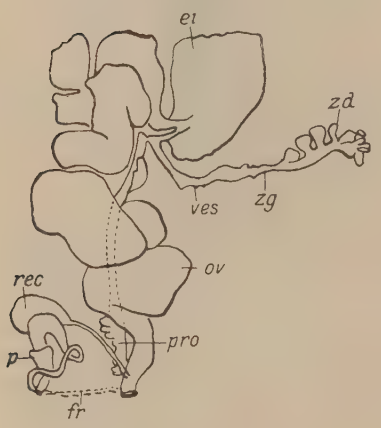
Ebner (2287), der bei *Ancylus fluviatilis* die Drüsen der „ersten accessorischen Geschlechtsdrüse", — die Eiweißdrüse, — histologisch untersuchte, fand typische Fadenstruktur der Zellen oder richtiger Lamellen, die etwa bis zur Höhe des Kernes reichen und sich aktiv an der Sekretbildung beteiligen, aber nicht selbst in das Sekret übergehen.

Physa (S. 503) und *Aplexa.*

Hier bringt eine Arbeit von Slugocka (2498) genauere Angaben, die auch die Histologie betreffen, während Soos (2502) nur die äußeren Umrisse berücksichtigt. Der Zwittergang trägt beiderseits zahlreiche

Vesiculae seminales, bei *Physa acuta* nur halb so groß wie bei *Ph. fontinalis* (Fig. 374) und bei *Aplexa hypnorum* nur in geringer Zahl und sehr klein. Der Samenleiter zweigt noch vor der Einmündung der Eiweißdrüse vom Zwittergang ab. Zwischen Eiweißdrüsenmündung und eigentlichem Ovidukt finden sich einige, zum Teil drüsige, blindsackförmige Anhänge, die man vielleicht als Befruchtungstasche auffassen kann. Das kugelige, langgestielte Receptaculum mündet bei *Ph. fontinalis* ziemlich weit oben ein (Fig. 374), bei *Ph. acuta* und *Aplexa* hingegen unmittelbar neben der Geschlechtsöffnung. Dem Samenleiter sitzt auf eine größere Strecke hin die Prostata in Form kleiner, seitlicher Säckchen an. Während die Drüse bei *Physa* vom Anfang des Spermoviduktes bis etwa zum Uterusende reicht, beginnt sie bei *Aplexa* erst weiter unten, reicht aber dann bis in die Gegend der weiblichen Genitalöffnung (Fig. 375).

Fig. 375.



Aplexa hypnorum.
fr Flimmerrinne; *pro* Prostata. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 374. — Nach Soos.

Fig. 376.

A. *Physa acuta.* B. *Physa fontinalis.* — Penis. — Nach Slugocka.

Bei *Physa* verbreitert sich das Vas deferens plötzlich zu einem schlanken, birnförmigen Schlauch, der sich nach einem schwach abgesetzten Hals ein zweites Mal ziemlich unvermittelt zu einem fast zylindrischen Endstück erweitert. Der hintere Schlauch enthält den eigentlichen muskulösen Penis, der bei *Ph. acuta* eine langgestreckte, nach dem Ende zu gleichmäßig verjüngte Papille darstellt (Fig. 376 A), bei *Ph. fontinalis* dagegen am Ende glansartig angeschwollen ist (Fig. 376 B). Die Mündung des Vas deferens liegt bei beiden an der Spitze des Penis. Am Übergang des Penisschlauches in den Endschlauch findet sich eine

kurze, fleischige Papille, neben der eine Drüse ausmündet. Slugocka bezeichnet sie als „Prostata“, doch handelt es sich wohl nur um eine Schleimdrüse, deren Aufgabe es ist, die Wandungen der Schläuche bei der Kopulation geschmeidig zu machen. Diese Annahme wird dadurch gestützt, daß bei *Ph. acuta*, die eine verhältnismäßig große „Penisdrüse“ besitzt, in der Wandung des Penisschlauches Drüsen fast ganz fehlen, während bei *Ph. fontinalis* mit kleiner „Penisdrüse“ die Zahl dieser Penisschlauchdrüsen wesentlich größer ist und bei *Aplexa*, der eine „Penisdrüse“ ganz fehlt, ein Maximum erreicht.

Fig. 377.

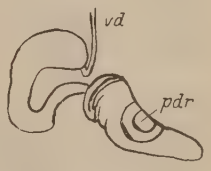
Aplexa hypnorum. Penis. Nach Slugocka.

Die männlichen Genitalendwege der *Aplexa hypnorum* gleichen denen einer *Physa*, von geringen morphologischen Unterschieden und dem eben erwähnten Mangel einer „Penisdrüse“ abgesehen, durchaus (Fig. 377).

Soos gibt die Abbildung des „ausgestülpten Penis“ einer *Ph. fontinalis*, wonach die eigentliche Genitalöffnung seitlich liegt und von einem Wulst umgeben wird (Fig. 378). Ein Vergleich mit seinen anderen Figuren läßt aber erkennen, daß hier nur der „Endschlauch“ nach außen vorgestülpt ist, der Penisschlauch mit dem eigentlichen Penis hingegen noch nicht. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß die seitliche Öffnung die Mündungsstelle der Penisdrüse ist.

Histologisches. Die Wände der Vesiculae seminales bestehen aus einem flachen, cilienlosen Epithel, während der Zwittergang, wie gewöhnlich, Flimmerepithel zeigt. Im Ovidukt stehen zwischen hochzylindrischen Drüsenzellen sehr kleine, wimpernde Stützzellen. Das Receptaculum besitzt nirgends Flimmerzellen, und die „Penisdrüse“ ist aus kugeligen bis flaschenförmigen Drüsen zusammengesetzt, deren sehr dünne Ausführgänge dicht nebeneinander auf einer kreisförmigen, fast ebenen Fläche ausmünden.

Fig. 378.



Physa fontinalis. Penis zum Teil ausgestülpt. — *pdr* Penisdrüse; *vd* Vas deferens. — Nach Soos.

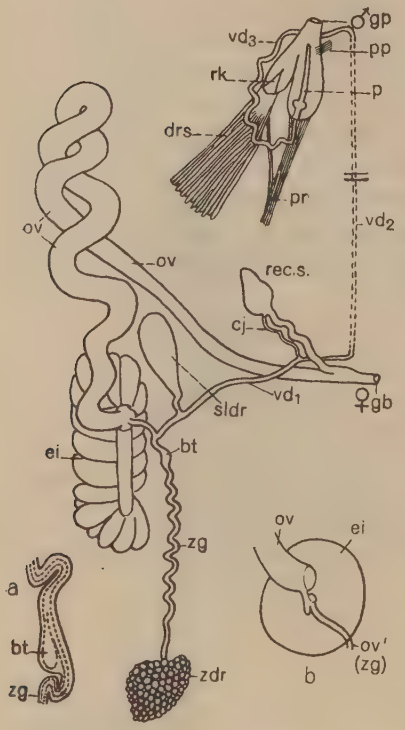
b) Soleoliferen (S. 504).

Die Vaginuliden (S. 512).

Die morphologischen Darstellungen früherer Autoren (vgl. S. 512ff.) konnte ich (2359) in allen wesentlichen Punkten bestätigen (Fig. 379). Am unteren Ende des Zwitterganges findet sich eine Befruchtungstasche („Ves. sem.“ älterer Autoren). Der Canalis junctor läuft ursprünglich überall am Stiel des Receptaculums entlang und mündet neben diesem in die Endblase (*Meisenheimeria, Semperula* u. a.) (Fig. 380a). Bei anderen Gattungen (*Vaginula, Phyllocaulus* u. a.) öffnet er sich in das obere, meist

zipfelartig ausgezogene Ende der Blase (Fig. 380c). Seltener finden sich Spezies (*Vanigula voeltzkowi*), die eine Art Zwischenstellung einnehmen (Fig. 380b).

Fig. 379.



Meisenheimeria alte, Genitalapparat. a) Befruchtungstasche; b) Übergang vom Zwittergang zum Spermovidukt. — *bt* Befruchtungstasche; *cj* Canalis junctor; *drs* Drüsenschläuche; *ei* Eiweißdrüse; ♂ ♀ *gp* männlicher und weiblicher Genitalporus; *ov* Oviduct; *p* Penis; *pp* Penisprotraktor; *pr* Penisretraktor; *rec. s.* Receptaculum seminis; *rk* Reizkörper; *sldr* Samenleiterdrüse; *vd* Vas deferens; *zd* Zwitterdrüse; *zg* Zwittergang. Nach Hoffmann.

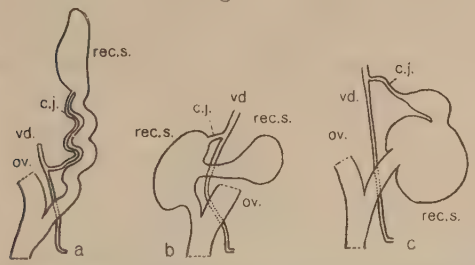
Eine Besonderheit kurz vor der weiblichen Genitalöffnung weist *Cylindrocaulus floridanus* auf, bei der wir an dieser Stelle eine nach hinten gerichtete Blase antreffen (Fig. 381), die ich ihrer noch unbekannten Funktion wegen als „accessorische Blase" bezeichnet habe. Während der Ontogenie tritt eine solche Bildung auch bei den anderen Arten auf, und ich glaube darin den Rest einer Schalen-Eiweißdrüse erblicken zu können, wie sie viele Opisthobranchier heute noch an dieser Stelle besitzen.

Die Gestalt des Penis wechselt beträchtlich, doch nicht so stark, wie Simroth (S. 514) anführt. Ich konnte ausführlich dartun, daß in vielen Fällen die scheinbare Formenmannigfaltigkeit auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl sicher charakterisierbarer Typen zurückzuführen ist, und es gelang mir so, meist auf Grund der Penisgestalt, die Familie der Vaginuliden in eine Reihe von Unterfamilien und Gattungen aufzulösen.

Die histologische Untersuchung ergab nur wenig Besonderheiten. Zwittergang und Befruchtungstasche zeigen ein normales hohes Flimmerepithel. Ebenso ist der Ovidukt ausgekleidet, dessen lange schlauchförmige Drüsen, zu kugeligen Gruppen vereint, mit Ausnahme eines schmalen Streifens rings um das Lumen angeordnet sind und das Epithel nach außen weit überragen. Ihr Sekret ist kein echter Schleim, sondern ihm darf die Bildung der gallertigen Eihülle zugeschrieben werden. Im Endteil des Oviduktes aber finden sich kleine, echte Schleimdrüsen. In der Eiweißdrüse sind die die Kanäle auskleidenden Epithelzellen zum größten Teil zu hochrechteckigen Drüsenzellen umgewandelt. Während der Stiel

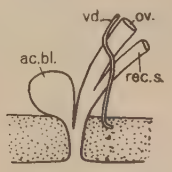
des Receptaculums Flimmerepithel besitzt, fehlen Cilien in der Endblase ganz. Im männlichen Ausführgang findet sich zwischen der Abgangsstelle des Canalis junctor und dem vorderen Teil des Vas deferens nur

Fig. 380.



Mündung des Canalis junctor in das Receptaculum: a) *Meisenheimeria alte*; b) *Vanigula voeltzkowi*; c) *Phyllocaulus tuberculosus*. — *cj.* Canalis junctor; *ov.* Ovidukt; *rec. s.* Receptaculum seminis; *vd.* Vas deferens. Nach Hoffmann.

Fig. 381.



Cylindrocaulus floridanus. Genitalapparat an der weiblichen Mündung. — *ac. bl.* Accessorische Blase; *ov.* Ovidukt; *rec.* Receptaculum seminis; *vd.* Vas deferens. Nach Hoffmann.

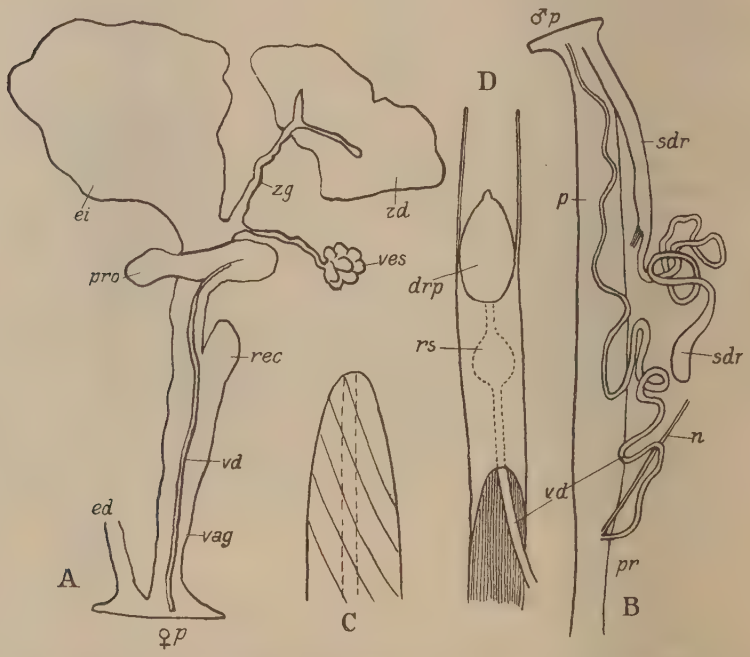
einfaches Zylinderepithel ohne Flimmern. In dem stark muskulösen Penis ist ein Schwellgewebe an der Peripherie und um den Zentralkanal reichlich entwickelt. In geringerer Ausbildung findet es sich auch im Reizkörper (= Pfeilpapille). Das Lumen der (Pfeil-)Drüsenschläuche wird von fünf konzentrischen Schichten umgeben, und zwar von innen nach außen einander folgend das Epithel des Kanales, eine innere Ringmuskel-, eine Längsmuskel-, eine Drüsen- und eine äußere Ringmuskelschicht. Die großen, flaschenförmigen Drüsen sezernieren keinen mukösen Stoff.

Die Rathouisiiden (S. 515).

Die früheren Untersuchungen sind zu keiner rechten Klarheit der Verhältnisse gekommen und erst Odhners Bearbeitung (2614) gibt fast völligen Aufschluß (Fig. 382). Von der ziemlich umfangreichen, großlappigen Zwitterdrüse geht ein enger, ziemlich kurzer und wenig gewundener Zwittergang aus, in dessen vorderes Ende ein langgestieltes, aus mehreren Acini zusammengesetztes Bläschen einmündet, das Odhner als Spermatocyste bezeichnet und dessen Bedeutung, ob reine Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche, zur Zeit noch nicht sicher ist. Der Zwittergang mündet in einen Raum, dem einerseits die große Eiweißdrüse, andererseits eine viel kleinere Prostatadrüse ansitzt. Man kann diesen Abschnitt trotz seiner Kürze als Spermovidukt ansprechen; jedenfalls erfolgt die Trennung in Ei- und Samenleiter nicht, wie bei den Vaginuliden, vor Einmündung der Eiweißdrüse. Der Ovidukt ist ein dicker gestreckter Kanal, der etwa im vorderen Drittel ein ungestieltes, birnförmiges Receptaculum aufnimmt. Dem Ovidukt dicht anliegend verläuft ein nicht gewundenes Vas deferens, das sich neben der weiblichen Genitalöffnung für ein kurzes Stück in die Haut einsenkt. Der Penis selbst,

der in einer schmalen, langen Penisscheide liegt, ist verhältnismäßig kurz, zylindrisch und nur vorn etwas konisch zugespitzt. Eine besondere Penisbewaffnung fehlt. Das Vas deferens mündet an der Ansatzstelle des Retraktor ein und durchzieht den Penis seiner ganzen Länge nach. Daß sich die Penisscheide kurz vor der Ausmündung mit der rechten Spinndrüse oder, wie sie seit P. und F. Sarasins Untersuchungen besser genannt wird, Simrothschen Drüse vereinigt, war bekannt. Die Drüse

Fig. 382.



Atopos australis. A. Genitalapparat; B. männliche Endwege; C. Penispapille; D. Simrothsche Drüse. — *drp* Drüsenpapille; *ed* Enddarm; *ei* Eiweißdrüse; ♂♀ *p* männlicher und weiblicher Genitalporus; *n* Nerv; *p* Penis; *pr* Penisretraktor; *pro* Prostata; *rec* Receptaculum; *rs* Reservoir; *sdr* Simrothsche Drüse; *vag* Vagina; *vd* Vas deferens; *ves* Vesicula; *xd* Zwitterdrüse; *xg* Zwittergang. — Nach Odhner.

öffnet sich auf einer Papille, die in einer, mit einem Retraktor versehenen Scheide liegt. Vor Eintritt in die Papille erweitert sich der Drüsenkanal zu einem blasenförmigen Reservoir.

Collinges (2000) Angaben über den Genitalapparat von *Atopos maximus* (vgl. S. 515) weichen zum Teil erheblich ab, doch kann als sicher gelten, daß hier Irrtümer bei der Präparation und Deutung der einzelnen Teile vorliegen und daß auch für diese Form Odhners Darstellung Gültigkeit hat.

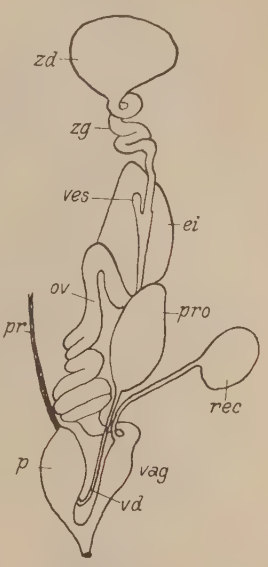
c) Die Stylommatophoren (S. 516).

1. Die Athoracophoriden und Verwandten (S. 516).

Succinea (S. 516).

Nehmen wir die Succineen in den Verwandtenkreis der Athoracophoriden, zusammen als Elasmognatha, so sind unsere Kenntnisse gerade der einheimischen Formen noch recht schlecht. Ein langer Spermoviduk, wie ihn Simroth (S. 516) angibt, scheint nicht überall vorzukommen, wenigstens geben Annandale und Amin-ud-Din (2570) die Abbildung des Genitalapparates der *Succinea indica* (Fig. 383), nach der die Trennung von Ei- und Samenleiter ganz oben an der Eiweißdrüse stattfindet. Anhangsorgane, wie Flagellen, Pfeildrüse usw. fehlen wohl überall. Ob im Penis Glansbildungen vorliegen, bleibt ungewiß. Ein Divertikel am unteren Ende des Zwitterganges darf vielleicht als Befruchtungstasche gelten. Wenn man noch Jacobis Angaben über eine japanische *Succinea* hinzunimmt (vgl. S. 517), dann liegen gerade die Verhältnisse am Ende des Zwitterganges und Anfang des Spermoviduktes noch unklar genug.

Fig. 383.

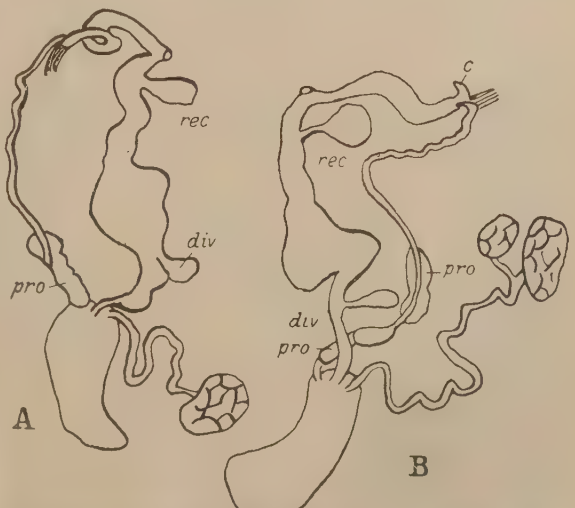


Succinea indica.
Nach Annandale & Amin-ud-Din.

Athoracophoridae (= *Janellidae*) (S. 517).

Über *Athoracophorus* (= *Janella*) liegen keine neueren Untersuchungen vor. Mit den übrigen Arten der Familie befassen sich Arbeiten von Simroth*) und Grimpe & Hoff-

Fig. 384.

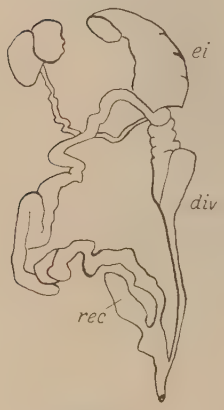


A. *Aneitea ehrmanni*; B. *A. sarasini*. — *c* Coecum; *div* Divertikel; *pro* Prostata. — Nach Grimpe & Hoffmann.

*) Simroth, H., Über einige Nacktschnecken vom Malayischen Archipel von Lombok an ostwärts bis zu den Gesellschaftsinseln. Abhandlung. Senckenberg. Nat. Forsch. Ges. Frankfurt, XXXV, 1918 (Lit.-Verz. 2685).

mann (2599a). Allen fehlt ein Spermovidukt ebenso wie eine Vesicula seminalis, denn die von einigen Autoren erwähnte „Ves. sem." ist sicher nur eine zufällige Auftreibung des Zwitterganges. Die Zwitterdrüse ist bald einheitlich (Fig. 384A), bald zweiteilig (Fig. 384B), selbst innerhalb nächstverwandter Arten. Der Eileiter läßt deutlich drei Abschnitte erkennen, zunächst ein schwächerer drüsenloser Teil, dann ein stark erweiterter Drüsenabschnitt und endlich die Vagina. Die Samenleiterdrüse ist bald einheitlich, bandförmig (Fig. 384B), bald in einzelne (meist zwei) Teile getrennt (Fig. 384A). Am Penis findet sich dicht neben der Samenleitermündung und der Insertionsstelle des Retraktors bei einer Anzahl Arten ein kurzes Coecum. Der Penis trägt im Inneren Reizpapillen. Hinsichtlich des dem oberen Eileiterteil ansitzenden Divertikels (= flaschenförmige Drüse), dessen Bedeutung auch jetzt noch nicht aufgeklärt ist, finden sich etwas stärkere Unterschiede. In einer Gruppe inseriert es ganz nahe der Eiweißdrüse, in der anderen mündet es ziemlich weit davon entfernt. Dieses, zusammen mit einigen anderen anatomischen Befunden, wurde als unterscheidendes Merkmal der beiden zu *Aneitea* vereinigten Untergattungen *Aneityopsis* (= *Aneitea* s. str. pt.) und *Triboniophorus* (s. str. emend.) verwendet.

Fig. 385.



Neomecklenburgia punctata. Nach Simroth.

Die von Simroth*) aufgestellte Gattung *Ottonia* gleicht in ihrem Genitalapparat einer *Aneityopsis* fast völlig. Auch *Aneitella*, von der seither keine neuen Angaben vorliegen, schließt sich dieser Gruppe aufs engste an. Ganz abweichend gestaltet sich dagegen Simroths *Neomecklenburgia*, der ein Penis völlig fehlen soll (Fig. 385). Die Angabe bedarf indessen dringend einer Nachprüfung, und Grimpe & Hoffmann äußern die Ansicht, daß hier ein Präparationsfehler vorliegt. Auch ist eine Bildungsanomalie nicht ausgeschlossen.

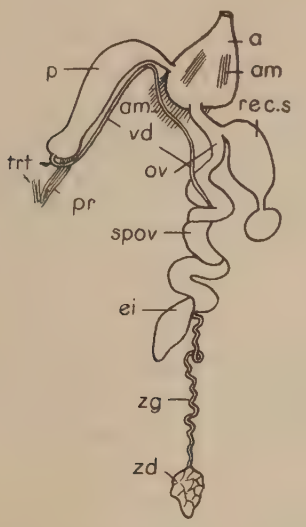
2. Echte Arioniden und Philomyciden (S. 523).

Von den Philomyciden konnte ich (2358a) einige asiatische Arten untersuchen (Fig. 386). Zwitterdrüse, Zwittergang und Spermovidukt zeigen keinerlei Besonderheiten. Am unteren Ende des Zwitterganges fehlen, wie wohl bei allen Arioniden, Bildungen, die man als Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche ansprechen könnte. Der Stiel des Receptaculums, der kurz vor dem Atrium in den Ovidukt mündet, ist bei erwachsenen Tieren sehr dick und seine Wandung zeigt ein stark drüsiges Gewebe (Fig. 387). Ein Liebespfeilsack, wie ihn Keferstein (845) für den amerikanischen *Ph. carolinensis* unmittelbar neben der Ein-

*) Simroth, H. (2685).

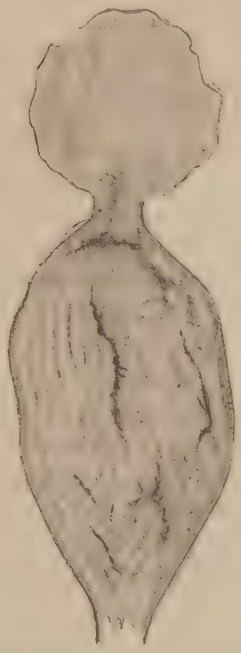
mündungsstelle der Bursa in den Ovidukt beschreibt, fehlt den asiatischen Arten. Es mag seine Funktion, zum Teil wenigstens, von den Drüsen des

Fig. 386.



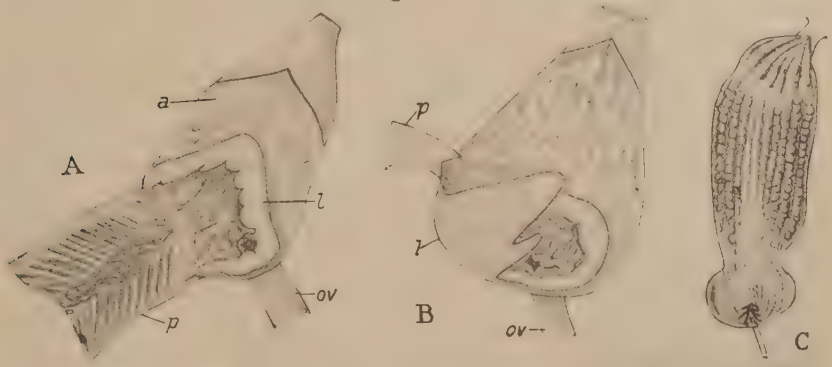
Philomycus pictus.
a Atrium; *am* Atriumretraktor; *trt.* linker Tentakelretraktor. Nach Hoffmann.

Fig. 387.



Philomycus bilineatus. Drüsiger Receptaculumstiel geöffnet. Nach Hoffmann.

Fig. 388.



A. *Philomycus bilineatus*, Ligula (l.); B. *Ph. pictus*, Ligula; C. *Ph. pictus*, Penis geöffnet. Nach Hoffmann.

Receptaculumstieles ersetzt (Fig. 387) werden. Das Vas deferens geht, ohne einen besonderen Epiphallus zu bilden, in den Penis über, dessen Innenwand im proximalen Abschnitt mit für die Art charakteristischen Reihen

von Papillen und Falten ausgestattet ist (Fig. 388A). Diese Stelle darf als Ort der Spermatophorenbildung gelten. Entgegen Simroths Angabe (S. 524) finden sich im Atrium typische Ligulabildungen (Fig. 388B, C), bald als Ringfalte (*Ph. bilineatus*), bald dreieckig (*Ph. pictus*), bald herzförmig (*Ph. striatus*).

3. Limaciden und Verwandte. Halbnacktschnecken (S. 529).

α) Vitriniden (S. 530).

Von neueren Untersuchern sind Wagner (2532), Eckardt (2288), der auch die Histologie genauer berücksichtigt, und Hesse (2019) zu erwähnen, von denen vor allem der letztere eine kritische Zusammenfassung aller älteren Angaben bringt. Nach ihm sind entsprechend den wechselnden Verhältnissen besonders der Genitalendwege für die paläarktischen Arten drei Gruppen aufzustellen mit den Charakteren von Ordnungen, und zwar:

A. Arten ohne weibliche Pfeildrüse, mit Drüsenabschnitt im Penis, also ohne äußere Anhangsorgane: *Phenocolimax pellucidus* und Verwandte.

Phenocolimax (*Semilimax*) *diaphanus* und Verwandte können hier als Unterabteilung angeschlossen werden, da ihnen, zum Teil wenigstens, ein Penisblindsack zukommt.

B. Arten mit weiblicher Pfeildrüse.

a) Liebesdrüse in der Vagina, Penis groß, keulenförmig, mit endständigem Retraktor und mit Penisblindsack: *Vitrina major* und Verwandte.

b) Das aus Liebesdrüse und Ausführgang mit Papille zusammengesetzte Organ erscheint als freier Anhang und mündet in das Atrium: Gruppe der *Vitrina elongata* (*Vitrinopugio*). Hesse trennt weiter subgenerisch *Vitrinopugio* s. str. mit einem Drüsenanhang und *Targionia* (*bonelli*) mit zwei Drüsenkörpern.

Die atlantischen Vitrinen, die Simroth mit *Vitrina major* zu einer Gruppe zusammenstellte, faßt Hesse als besonderes Genus *Insulvitrina* zusammen. Da die sehr große Liebesdrüse die Vagina ganz oder wenigstens zur Hälfte ausfüllt, also prinzipiell die gleichen Verhältnisse wie bei *V. major* vorliegen, scheint eine Trennung unzweckmäßig. Dennoch finden sich davon abgesehen eine Reihe nicht unerheblicher Unterschiede, die einer Vereinigung entgegenstehen.

Für die Histologie ist Eckardts Arbeit zu beachten. Der Zwittergang ist wie gewöhnlich von Flimmerepithel ausgekleidet. Nur im Anfangsteil stehen die Cilien auf eine kurze Strecke hin lediglich auf zwei Leisten, die zwischen sich eine Rinne lassen. Auch der Spermoviduk ist überall von einem flachen Flimmerepithel ausgekleidet, das besonders an der Eirinne von den zahlreichen Drüsenzellen durchsetzt wird, die ganz unregelmäßig nach Form und Anordnung in mehreren Schichten hintereinander gelagert sind. Die stets wimperlosen Zellen des Recepta-

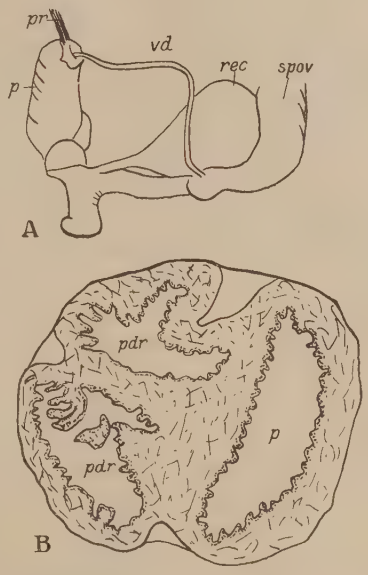
culums haben die Fähigkeit der Sekretion. Der Penis ist durchweg drüsiger Natur. Ein eigentliches Schwellgewebe konnte nur am vollkommen reifen Organ in ganz geringer Entwicklung festgestellt werden.

β) *Limaciden* s. s. (S. 540).

Ohne Spermatophorenbildung. Anepiphalloidea (S. 540).

Babor & Frankenberger (2571) beschreiben einen neuen *Agriolimax, A. huculorum,* dem ein Flagellum am Penisblindende fehlt (Fig. 389), doch ist es innerlich, histologisch, am oberen, dreikammerigen Penisteile festzustellen. Dies weist daraufhin, wie wenig auf die Beachtung der äußeren Umrisse allein Wert zu legen ist.

Fig. 389.



Agriolimax huculorum. A. Genitalendwege; B. Querschnitt durch das obere Ende des Penis; *pdr* Penisdrüse. — Nach Babor & Frankenberger.

ζ) *Helicarion* (S. 551).

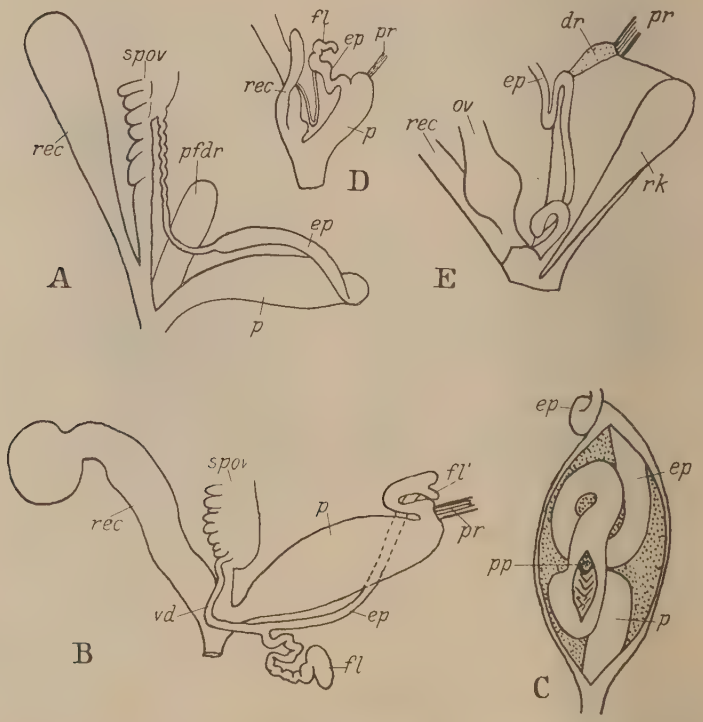
Nach Watsons Darstellung*) kann *Africarion* höchstens als Subgenus zu *Zonitarion* gestellt werden. Er untersuchte zwei afrikanische Arten, davon eine, *H. gomesianus,* mit einer Pfeildrüse, deren innerer Aufbau als schwammartig angegeben wird. Eine Papille oder gar eine Conchinspitze, wie sie Simroth (S. 552) für eine madagassische Art anführt, scheint also bereits verloren gegangen zu sein. Am Epiphallus fehlen beide Flagella (Fig. 390 A). Die andere Art, *H. cryptophallus,* besitzt beide Flagellen am Epiphallus, entbehrt aber einer Pfeildrüse (Fig. 390 B). Bemerkenswert für letztere Art ist, daß der in der Penisscheide enthaltene, gewundene Schlauch nur etwa zur Hälfte einem eigentlichen Penis entspricht, während der hintere Abschnitt noch dem Epiphallus zugerechnet werden muß, der etwa in der Mitte mit einer kleinen Papille in den Penis mündet (Fig. 390 C).

Bei beiden Arten enthalten die Wände des Epiphallus Kalk, der ja schon nach Simroths Angabe (S. 552) am Aufbau der Spermatophore beteiligt ist.

*) Watson, H., The Anatomy of two species of *Helicarion* from Tropical Africa. — Proc. Mal. Soc. London, XIV, 1921 (Lit.-Verz. 2686).

Pilsbry*) beschrieb eine weitere Art (*Mesafricarion*), die mit *H. cryptophallus* viel Gemeinsames hat (Fig. 390D). Eine Pfeildrüse fehlt, ebenso die Flagellen am Epiphallus, höchstens könnte man eine unbedeutende Anschwellung neben der Eintrittsstelle des Epiphallus in die Penisscheide als Rest eines Flagellums ansehen, zumal sie drüsig ist. Die Penisscheide umschließt nun einen langen, etwas gewundenen Gang,

Fig. 390.



A. *Helicarion gomesianus*; B. *H. cryptophallus*; C. *H. cryptophallus*, Penisscheide geöffnet; D. *Mesafricarion putzeysi*; E. desgl. Penisscheide geöffnet. — *dr* Drüse; *ep* Epiphallus; *fl, fl'* Flagellum; *p* Penis; *pfdr* Pfeildrüse; *pp* Penispapille; *pr* Penisretraktor; *rec* Receptaculum; *rk* Reizkörper; *spov* Spermoviduct; *vd* Vas deferens. — A—C nach Watson; D, E nach Pilsbry.

der äußerlich, besonders in seiner Breite, in keiner Weise vom Epiphallus zu unterscheiden ist. Es ist zu vermuten, daß, ähnlich wie es Watson von *H. cryptophallus* beschreibt, an einer Stelle dieses Kanals eine Papille vorhanden ist, durch die der Epiphallus in den Penis mündet.

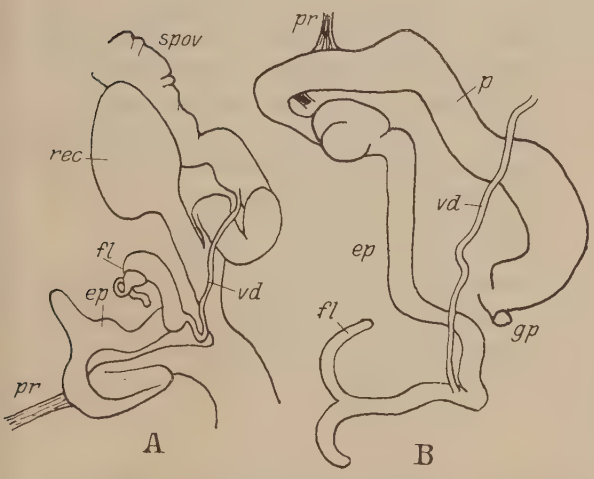
*) Pilsbry, H. A., A Review of the Land Mollusks of the Belgian Congo chiefly based on the collections of the American Museum Congo Expedition 1909—1915. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York, XL, 1919 (Lit.-Verz. 2687).

Außerdem aber liegt in der Penisscheide ein spitzkonischer, ahlenförmiger Körper, der ohne Zweifel als Reizorgan funktioniert. Damit würde wieder ein neues morphologisches Element zu den an sich wenig geklärten Verhältnissen der Gruppe kommen. Es ist also hier mehr als sonst erwünscht, bei neuem Material die innere Gestaltung der Penisscheide zu berücksichtigen.

Peltatinae.

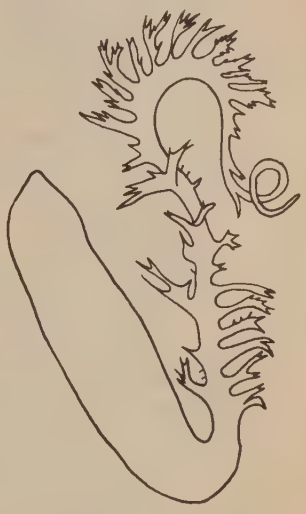
Godwin-Austen*) untersuchte eine Reihe südafrikanischer Schnecken, die er als Unterfamilie *Peltatinae* zusammenfaßt und der er *Peltatus*, *Kerkophorus* und *Microkerkus* zuordnet. Durch den Mangel einer Pfeil-

Fig. 391.



A. *Peltatus caledonensis*; B. *Mikrokerkus pondoensis*. *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *gp* Genitalporus; *pr* Penisretraktor; *spov* Spermovidukt. Nach Godwin-Austen.

Fig. 392.



Kerkophorus zonamydrus. Spermatophore. Nach Godwin-Austen.

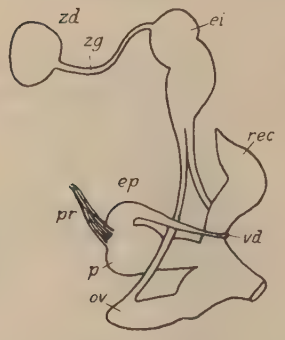
drüse stellen sie eine Beziehung zu Formen wie *Rhysota*, *Eurypus* usw. her, wenngleich sie den Helicarioniden näherstehen. Alle besitzen am Beginn des Epiphallus ein meist derbes und langes Flagellum (Fig. 391), das nur ganz vereinzelt doppelt erscheint (Fig. 391 B). Am Ende, kurz vor der Ansatzstelle des Penisretraktors sitzt ein kurzes, mehr oder weniger kugeliges Anhangsgebilde an, das man wohl als nur wenig verschobenes Peniscoecum betrachten kann. Seine Funktion ist unbekannt, während das Flagellum die Spermatophore bildet. Der Körper derselben ist dick und sackförmig, der Endfaden aber zeigt einen auffallenden verästelten und verzweigten Bau (Fig. 392).

*) Godwin-Austen, H. H., A Review of South-African Land-Mollusca belonging to the Family Zonitidae. — Ann. Mag. Nat. Hist., (8) IX, 1912; (8) XIII, 1914 (Lit.-Verz. 2688).

Cystopelta.

Nach Hedley (818) ist hier *Cystopelta* anzuschließen, die Davies (2269) erneut untersuchte. Der Spermovidukt (Fig. 393) ist sehr kurz. Das Vas deferens ist gegen den Penis hin verdickt und dort wohl als Epiphallus anzusehen. Flagellen fehlen. Der Penis ist einfach und innen, wie die Abbildung vermuten läßt, nur mit Wülsten ausgestattet. Ein Receptaculum seminis fehlt nach Davies völlig, wohl aber soll in das Atrium eine Pfeildrüse als breites, dickes, am blinden Ende zugespitztes Gebilde einmünden.

Fig. 393.



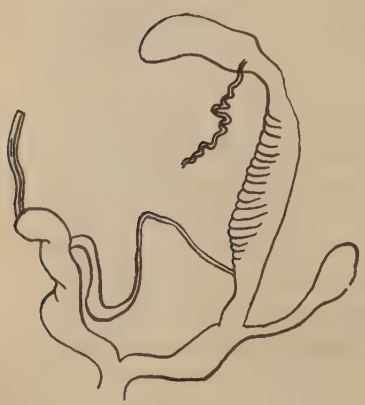
Cystopelta petterdi.
Nach Davies.

Die etwas dürftige Darstellung der inneren Struktur scheint zu einer solchen Annahme zu berechtigen. Ich glaube indessen, daß es sich hier doch um eine Bursa handelt und eine Pfeildrüse fehlt. Dann würde sich *Cystopelta* auch viel mehr den indo-australischen Helicarioniden nähern, die durchweg der Pfeildrüse entbehren.

4. *Hyalinia* und *Zonites* (S. 553).

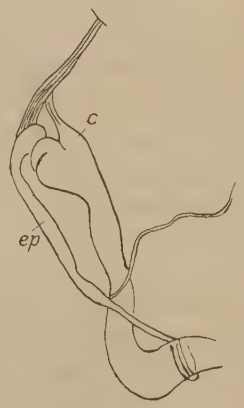
Wagner (2532), der eine Reihe Hyaliniden untersuchte, konnte bei *H. glabra* keine Drüsenauflagerungen an der Vagina feststellen. Da aber ein Epiphallus vorhanden ist (Fig. 394), stellt er eine neue Untergattung

Fig. 394.



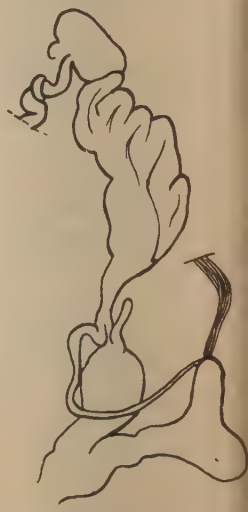
Hyalinia glabra.
Nach Wagner.

Fig. 395.



Hyalinia oskari,
männliche Genitalendwege.
c Coecum; *ep* Epiphallus.
Nach Wagner.

Fig. 396.



Crystallus diaphanus.
Nach Wagner.

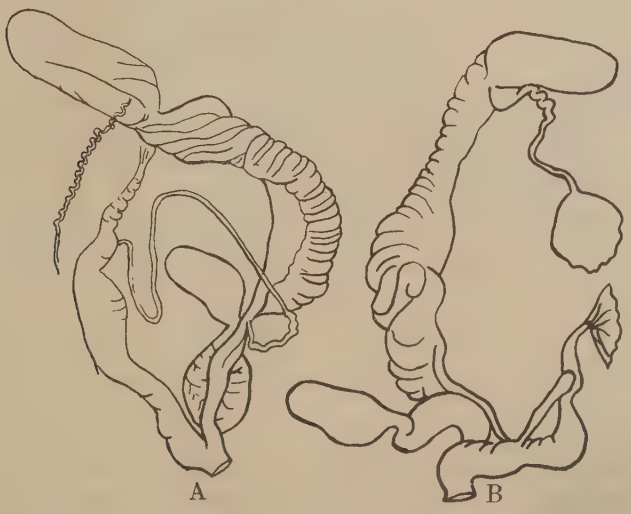
Morlina auf, die also zwischen *H.* (*Polita*) und *H.* (*Euhyalina*) stehen würde. *H. oskari* hat den Penis am hinteren Ende in zwei kurze, ungleiche Zipfel gespalten, an welchen der ebenfalls gespaltene Penisretraktor inseriert; in den einen Zipfel mündet der Epiphallus (Fig. 395). Da der Drüsenbesatz der Vagina vorhanden ist und auch die übrige Anatomie nur unwesentlich von anderen Arten differiert, halte ich eine generische Trennung (*Schistophallus*) für unnötig. Ja, nimmt man noch hinzu, daß Moss (897) für englische Arten eine ziemliche Variationsbreite nachwies, so erscheint mir selbst eine subgenerische Trennung, wie sie von Hesse und Simroth durchgeführt wird, als sehr unsicher. Hier bedarf es der Durcharbeitung eines sehr großen Materials, um einige Klarheit zu gewinnen, besonders auch zur Feststellung, ob die Drüsenbildungen der Vagina nicht zeitlich verschieden stark entwickelt sein können. Am brauchbarsten scheint immer noch eine Trennung nach Vorhandensein oder Fehlen eines Epiphallus zu sein.

Vitrea (= *Crystallus*) hat nach Wagner (2532) und Soós (2502), ebenso wie die kleine *Hyalinia nitidula*, keinen Epiphallus (Fig. 396).

Zonites (S. 554) (Fig. 397).

Nach Hesse (2017) finden sich in der Ausgestaltung der männlichen Endwege vier Gruppen, denen subgenerischer Wert zugemessen wird.

Fig. 397.



A. *Zonites verticillus*; B. *Z. mauritii*. — Nach Wagner.

1. *Zonites*: Typ *Z. algirus*. Penis spindelförmig mit kurzem, dicken Flagellum (hierher noch *Z. rollei, cytherae, smyrnensis*).

2. *Aegopis*: Typ *Z. verticillus.* Penis ohne Flagellum mit endständig inserierendem Retraktor (hierher noch *Z. gemonensis, acies, carniolicus, croaticus, tenerrimus, spelaeus*).

3. *Paraegopis*: Typ *Z. albanicus.* Penis im vorderen Abschnitt mit einer häutigen Hülle, in die auch das Vas deferens für eine kurze Strecke eingehüllt ist (hierher noch *Z. mauritii, serajevoensis*).

4. *Aegophthalmus*: Typ *Z. graecus.* Penis nach hinten allmählich verjüngt, ohne Retraktor. Am Atrium mit drüsigem Appendix.

Daß Wagner (2532) *Aegopis* und *Paraegopis* generisch trennen will, ist ohne Belang.

Conulus (S. 555).

Soós (2502), der *Conulus fulvus* untersuchte, berichtigt einige Angaben Iherings. Den auffallenden Drüsenabschnitt des Oviduktes konnte er nicht nachweisen. Wenn also Iherings Befunde zu Recht bestehen, dann würde ein solcher äußerlich sichtbarer Drüsenreichtum höchstens zeitweise, etwa während der Laichperiode, vorhanden sein. Dagegen fand Soós ein typisches, langgestieltes Receptaculum seminis (Fig. 398), wie ein solches auch Jacobi von *C. tener* anführt. Der Penis ist, entgegen Ihering, klein, was direkt als Charakteristikum gelten kann, und geht, sich allmählich verjüngend, in das Vas deferens über. Eine scharfe Grenze fehlt ebenso wie eine durchbohrte, kurze, plumpe Glans. Ein Epiphallus läßt sich gleichwohl annähernd abgrenzen, wenigstens ist in der Abbildung nach Soós, wie auch in der bei Jacobi von *C. tener*, jenseits des Penisretraktors noch ein stärker verdickter Abschnitt vorhanden.

Fig. 398.

Conulus fulvus. Nach Soós.

5. Tropische Zonitiden (S. 556).

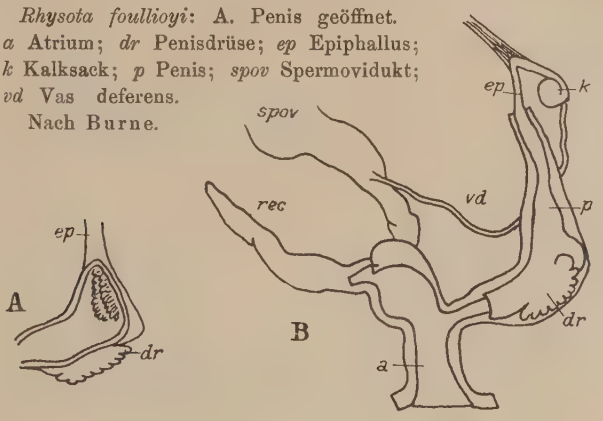
α) Ohne weibliche Anhangsdrüse (S. 556).

Rhysota (S. 556).

Burne (2240) untersuchte *Rhysota foullioyi*, die gegenüber den allgemeinen Angaben (vgl. bei Simroth, S. 556) einige Besonderheiten aufweist (Fig. 399). Der Epiphallus beginnt mit einem typischen Kalksäckchen. Ob eine Penispapille vorhanden ist, wird nicht angegeben; wohl aber sitzt der einen Seite des Penis eine glatte Drüse auf, der im Inneren eine mit scharfen Zackenrändern versehene Rinne entspricht.

Ob wir es hier mit den Resten einer auf den Penis übergetretenen Pfeildrüse zu tun haben, bleibt vorerst ungewiß, doch scheint es mir wohl möglich.

Fig. 399.

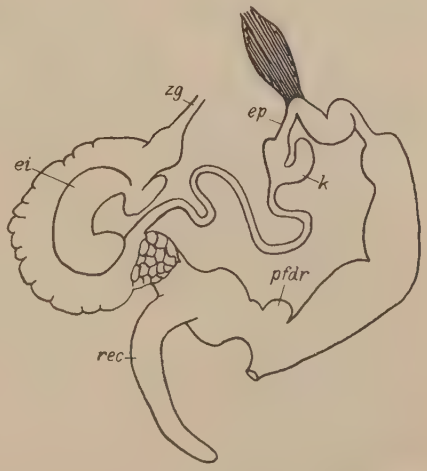


Rhysota foullioyi: A. Penis geöffnet. *a* Atrium; *dr* Penisdrüse; *ep* Epiphallus; *k* Kalksack; *p* Penis; *spov* Spermovidukt; *vd* Vas deferens. Nach Burne.

Antinous.

Hier läßt sich vielleicht am besten die von Robson neu aufgestellte Gattung *Antinous* einreihen. Die männlichen Endwege zeigen keine Besonderheiten. Am Beginn des Epiphallus (Fig. 400) befindet sich ein Kalksäckchen. Am Penis fehlt jedes Anhangsorgan. Aber auch der Ovidukt weist kein solches auf. Nur zwischen Vagina und Penis ist in der Abbildung ein halbkugelig vorgebuchtetes Gebilde zu erkennen, das wohl der Rest einer Pfeildrüse sein könnte. So lange keine genauere Untersuchung, besonders auch histologisch, vorliegt, läßt sich nichts weiter sagen, zumal es sich ja auch um eine nur zufällige Kontraktionserscheinung handeln könnte.

Fig. 400.



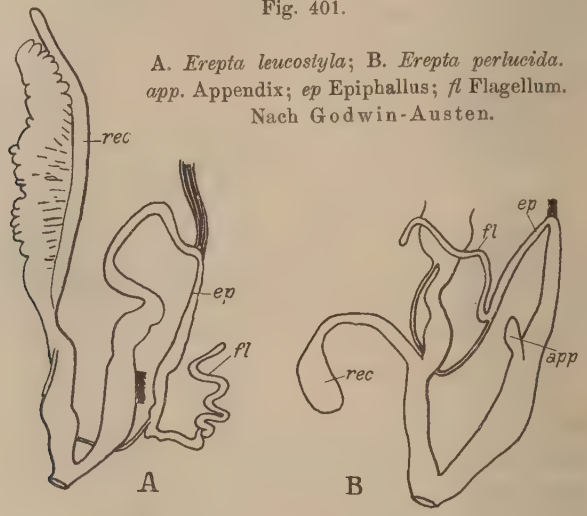
Antinous anthropophagarum. — *ei* Eiweißdrüse; *ep* Epiphallus; *k* Kalksack; *pfdr* Pfeildrüse(?) *zg* Zwittergang. — Nach Robson.

Erepta (+ subgen. *Rotula* [S. 557]).

Die Untersuchung einer Anzahl Stücke von den Maskarenen veranlaßte Godwin-Austen (2011), die Sempersche Gattung *Rotula* als Untergattung von *Erepta* aufzufassen. Alle Arten entbehren einer Pfeildrüse.

Am Übergang des Vas deferens in den ziemlich langen Epiphallus sitzt ein Flagellum von beträchtlicher Länge an (Fig. 401 A). Ein zweites an der Ansatzstelle des Penisretraktor, wie es Simroth (S. 557) nach Semper erwähnt, dürfte wohl nur mehr eine Zufallsbildung sein, bedingt

Fig. 401.



A. *Erepta leucostyla*; B. *Erepta perlucida*. *app.* Appendix; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum. Nach Godwin-Austen.

eben durch den Muskel. Für die typische *Erepta* gibt Godwin-Austen ein solches nie an. Wohl aber fand er bei einigen Arten, dem Penis etwa in der Mitte ansitzend, ein kleines akzessorisches Organ (Fig. 401 B, *app*) von dem es freilich noch zweifelhaft ist, ob es eine Drüse darstellt. In letzterem Falle könnte es wohl als eine Pfeildrüse gelten.

β) Microcystis (S. 557).

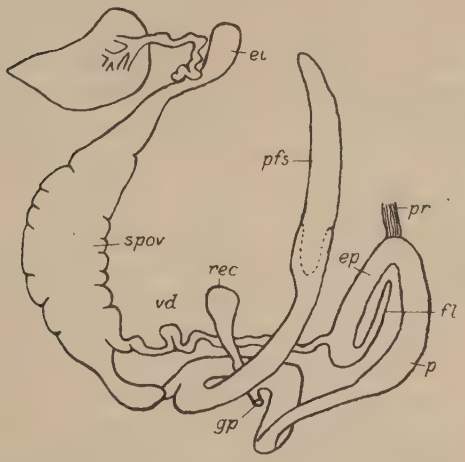
Odhner (2614) untersuchte eine Anzahl Arten aus Queensland. Bei diesen ist überall ein normaler Spermovidukt vorhanden. Dagegen fehlt ein Receptaculum seminis. Semper zeichnet ein solches bei *M. succinea* (XXXV, 1), doch bleibt dabei unsicher, ob es nicht der Pfeildrüse entspricht, wie sie Odhner an dieser Stelle für *M. fulva* angibt (Fig. 402), wo sie außerdem noch ein chitiniges Stäbchen enthält. Da eine solche Pfeildrüse, nur in der Länge verschieden, auch für die anderen Arten von Odhner beschrieben wird, darf also *Microcystis* nunmehr den Formen mit Pfeildrüse eingereiht werden.

Bei *M. fulva* ist ein kurzer Epiphallus abgesetzt, der bei *M. responsivus* und *M. rustica* (Fig. 403) fehlt oder wenigstens nicht von außenher kenntlich ist. Ein Flagellum von wechselnder Länge sitzt am Penisende an. Ein seitliches Anhangsgebilde der Rute, wie es Semper für *M. succinea* anführt, wo es Simroth (S. 558) als eine auf den Penis übergetretene Pfeildrüse deutet, fehlt bei den von Odhner untersuchten Arten; und ich möchte annehmen, daß dies auch bei dem Semperschen Stück der Fall ist und die Abbildung hinsichtlich der

Ansatzstelle des Penisretraktors nicht ganz korrekt ist, daß es sich also auch hier um ein endständiges Flagellum handelt.

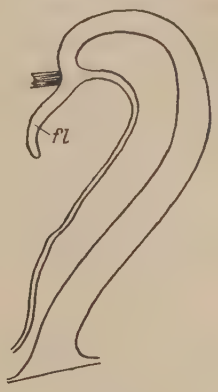
Ob Sempers *M. myops* trotz der nicht unwesentlichen Differenzen bei der Gattung stehen bleiben darf, ist nach wie vor unsicher.

Fig. 402.



Microcystis fulva. — *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *gp* Genitalporus; *pfs* Pfeilsack. — Nach Odhner.

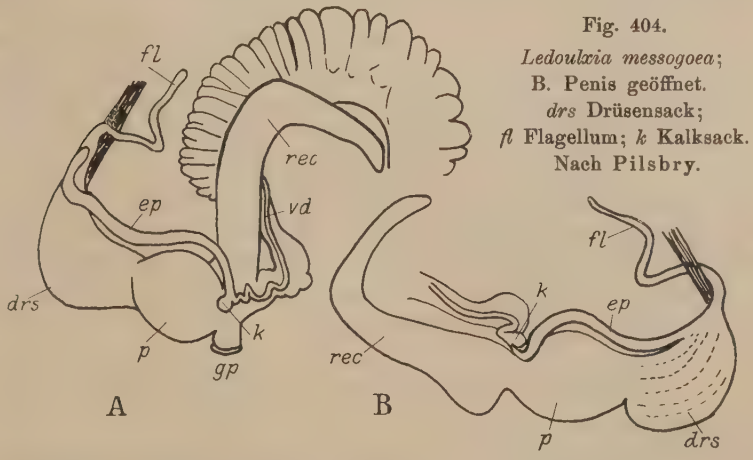
Fig. 403.



Microcystis rustica. Männliche Genitalendwege. Nach Odhner.

Fig. 404.

Ledoulxia messogoea; B. Penis geöffnet. *drs* Drüsensack; *fl* Flagellum; *k* Kalksack. Nach Pilsbry.



γ) Mit Pfeildrüse (S. 558).

Ledoulxia (= *Martensia*) (S. 558).

Pilsbry hat eine *Ledoulxia* beschrieben*), die er für identisch mit Sempers *Martensia* erklärt. Die Genitalien stimmen auch bis auf einen Punkt überein (vgl. Tafel XXV, Fig. 5 und Fig. 404). Der Epiphallus

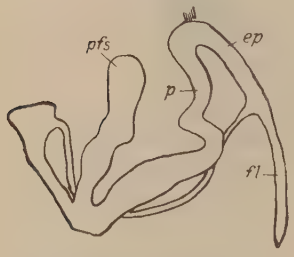
*) Pilsbry, a. a. O. S. 920, (Lit.-Verz. 2687).

beginnt mit einer knopfförmigen Anschwellung, wohl einem Kalksack, wenngleich Pilsbry von einem Flagellum spricht. Am Übergang in den Penis sitzt neben dem Retraktor ein schlauchförmiges Organ, von Pilsbry „Kittdrüse" genannt. So lange wir nichts Bestimmtes über seine Funktion wissen, dürfen wir wohl die Bezeichnung „Flagellum" beibehalten. Der Penis selbst ist zweiteilig, oben stark drüsig, unten glattwandig. Semper zeichnet ihn ebenso, doch mündet in den oberen „Drüsensack" noch eine besondere Drüse, die wir wohl als Weiterbildung des oberen Penisteiles ansehen dürfen. Ob wir freilich darin ein Homologon der Pfeildrüse erblicken können, wie Simroth (S. 558) annimmt, scheint mir zweifelhaft. Dann würde die Art besser bei den Formen ohne Pfeildrüse stehen.

Macrochlamys, Ariophanta, Sitala u. a. (S. 558).

Odhner (2614) beschreibt eine neue Art *M. suturalis*, deren Genitalien (Fig. 405) recht wenig zu der Gattung stimmen, dagegen denen von *Microcystis* auffallend ähnlich sind, so daß es zweifelhaft bleiben muß, ob es sich um eine *Macrochlamys* handelt. Nach (Blanford &) Godwin-Austen kommt den Arten bald ein schlauchförmiges (Fig. 406A), bald ein kugeliges (Fig. 406B) Kalkorgan, bald ein kleines (Fig. 406A), bald ein langes und dann meist spiralig aufgewundenes (Fig. 406C) Coecum zu.

Fig. 405.



Macrochlamys suturalis.
ep Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pfs* Pfeilsack.
Nach Odhner.

Nach den gleichen Untersuchern besitzt auch *Ariophanta laevipes* sowohl ein Peniscoecum wie ein Kalksäckchen (Fig. 407), während nach Simroths Angabe (S. 559) alle Penisanhänge fehlen sollen.

Weiter kann dieser Gruppe noch *Sitala* angeschlossen werden, die nach Odhners neuesten Angaben einen einfachen Penis ohne Epiphallus, Coecum oder Flagellum besitzt (Fig. 408), ähnlich wie *Dyakia*. Sie würde also in der von Simroth (S. 558) aufgestellten Reihe das eine Ende, noch nach *Ariophanta* und *Dyakia*, einnehmen.

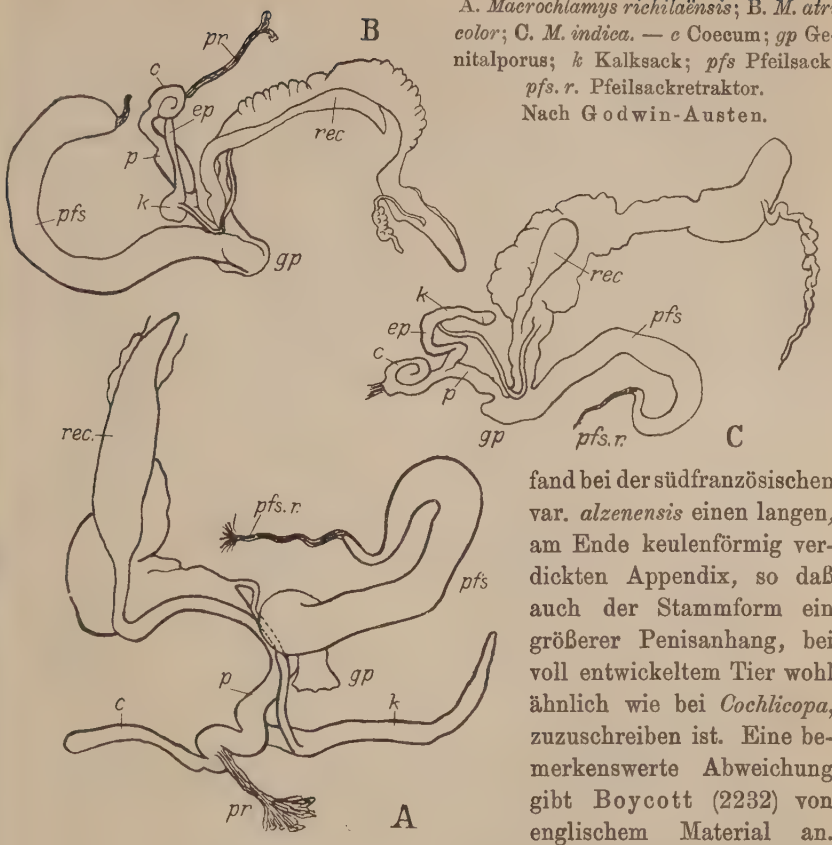
6. Achatiniden, Pupiden, Clausiliiden (S. 562).

Ferussaciiden (562).

Von *Cochlicopa lubrica*, die zuletzt Steenberg (2645) untersuchte, unterscheidet sich *Azeka menkeana* nach (Wiegmann-) Hesses Beschreibung (2355) nur wenig. Das Divertikel am Receptaculumstiel fehlt, und ein Epiphallus ist nach außenhin nur durch eine schwache Einknickung gegen das Vas deferens abgesetzt (Fig. 409). Saint-Simons*)

*) Saint-Simons, A. de, Description d'espèces nouvelles du midi de la France. Ann. Malac. I, 1882 (Lit.-Verz. 2689).

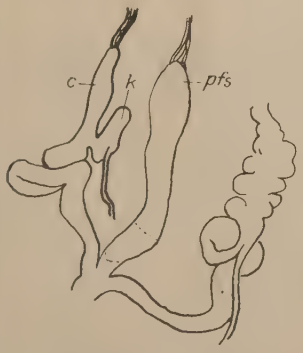
Fig. 406.



A. *Macrochlamys richilaënsis*; B. *M. atri color*; C. *M. indica*. — *c* Coecum; *gp* Genitalporus; *k* Kalksack; *pfs* Pfeilsack; *pfs. r.* Pfeilsackretraktor. Nach Godwin-Austen.

fand bei der südfranzösischen var. *alzenensis* einen langen, am Ende keulenförmig verdickten Appendix, so daß auch der Stammform ein größerer Penisanhang, bei voll entwickeltem Tier wohl ähnlich wie bei *Cochlicopa*, zuzuschreiben ist. Eine bemerkenswerte Abweichung gibt Boycott (2232) von englischem Material an.

Fig. 407.



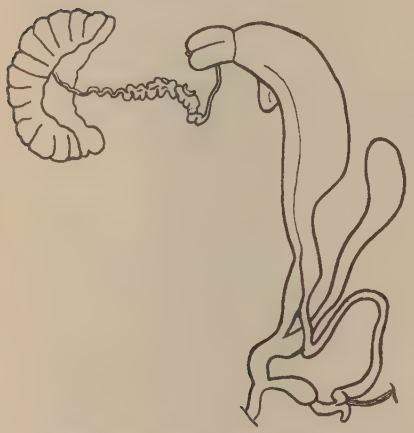
Ariophanta laevipes. *c* Coecum; *k* Kalksack; *pfs* Pfeilsack. Nach Godwin-Austen.

Fig. 408.

Sitala wilcoxi. — *pfs* Pfeilsack; *trt* Tentakelretraktor. — Nach Odhner.

Sowohl Appendix wie Retraktor fehlen am Penis; dagegen befindet sich am hinteren Ende des Oviduktes ein ziemlich langes, dünnwandiges, zylindrisches Divertikel, das dem Spermovidukt anliegt und blind endet. Es bleibt noch ungewiß, ob es sich um eine typische Bildung handelt oder nur um eine individuelle Abnormität. Ebenfalls ohne Blasenstieldivertikel ist nach Wagner (2658) die Höhlenschnecke *Spelaeoconcha polymorpha*. Der Appendix des Penis ist am Ende nicht keulig angeschwollen.

Fig. 409.

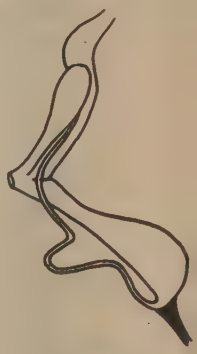


Azeka menkeana. — Nach Hesse.

Fig. 410.

Caecilioides acicula. Nach Hesse.

Fig. 411.



Ferussacia grenoviana. Nach Godwin-Austen.

Etwas abweichender ist *Caecilioides acicula*, deren Penis weder einen Epiphallus, noch einen Appendix aufweist (Fig. 410). Sie gleicht darin *Ferussacia grenoviana*, die Godwin-Austen (795) untersuchte, und der ebenfalls alle Anhangsorgane fehlen (Fig. 411).

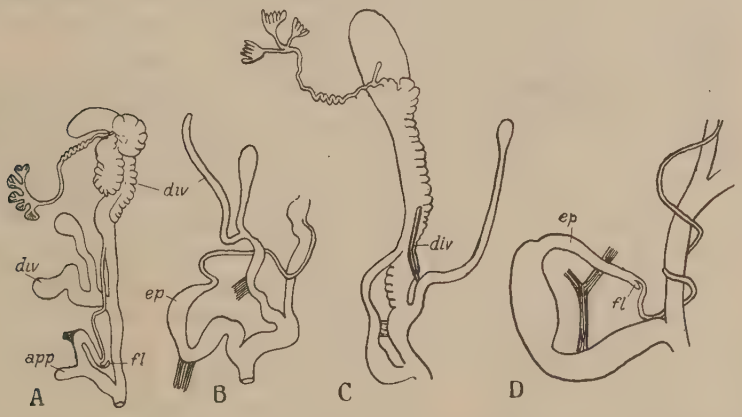
Clausiliiden (S. 563).

Die systematische Durcharbeitung der europäischen und zum Teil asiatischen Clausilien durch Wagner (2663, 2533) bringt die ziemlich wechselnden Verhältnisse in Verbindung mit vier größeren systematischen Gruppen. Leider ist in der Darstellung mit „Penis" sowohl der eigentliche Penis wie der Epiphallus bezeichnet, so daß nicht immer die gegenseitige Grenze ganz klar liegt (z. B. *Baleinae*). Für alle Arten der Gruppe ist charakteristisch, daß Anhangsorgane am weiblichen Ausführgang (Pfeildrüse usw.) fehlen. Die Zwitterdrüse ist wohl überall in einzelne Gruppen von Follikeln getrennt, die einseitig in den Ausführgang münden. Dem Zwittergang sitzt basal, wohl auch ganz allgemein, ein etwa keulenförmiges Divertikel an, eine Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche. Wichtiger sind die männlichen Genitalendwege sowie das Vorhandensein oder Fehlen eines Blasenstieldivertikels. Für die einzelnen Gruppen ergibt sich etwa folgendes:

Alopiinae: Vas deferens viel dünner als der Epiphallus, der ohne scharfe Grenze in den meist schlauchförmigen, zylindrischen oder spindelförmigen Penis übergeht. Am Übergang des Samenleiters in den Epiphallus sitzt oft ein rudimentäres Flagellum an. Ein Penisdivertikel ist bei den meisten Arten vorhanden (Fig. 412, A B). Das Divertikel des Receptaculumstieles ist stets kräftig entwickelt; es ist meist länger, aber dünner als der Blasenstiel.

Clausiliinae: Penis und Epiphallus sind verhältnismäßig lang. Das Vas deferens ist scharf gegen beide abgesetzt. Ein Flagellum fehlt, ebenso ein Penisdivertikel. Meist ist der Penis am Übergang in den Epiphallus verdickt. Ein Blasenstieldivertikel fehlt nur der asiatischen Gattung *Synprosphyma*.

Fig. 412.



A. *Alopia* (*Herilla*) *dacica negleeta*; B. *Delima decipiens*; C. *Balea perversa*; D. *Laminifera pauli*. — *app* Penisanhang; *div* Blasenstieldivertikel; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum. Nach Wagner.

Baleinae: Penis, Epiphallus und Vas deferens sind nicht gegeneinander äußerlich abgrenzbar, sie bilden einen sich nur wenig verjüngenden, dicken Schlauch, der direkt in die Samenrinne des Spermoviduktes übergeht (Fig. 412 C). Ein Penisretraktor ist nur rudimentär oder fehlt öfter ganz. Auch das Blasenstieldivertikel ist zart und dünn, fast rudimentär, doch stets vorhanden. *Euxinia* soll nach Frankenbergers Untersuchung (2309) aus dieser Gruppe entfernt und den *Metabaleinae* zugeordnet werden, doch weist Wagner (2533) nach, daß Frankenbergers Objekte gar nicht *Euxinia*arten waren und daß also die mit unseren *Alinda*-formen sehr gut übereinstimmenden Euxinien in dieser Gruppe belassen werden müssen.

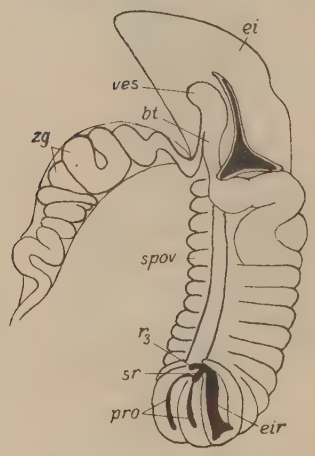
Metabaleinae: Hier ist wieder das fadenförmige Vas deferens vom übrigen breiten Ausführgang scharf abgesetzt. Die Grenze zwischen Epi-

phallus und Penis ist meist nur durch die Ansatzstelle des Retraktor gegeben. Ein Flagellum kommt nur *Pleioptychia cilicica* und *Laminifera pauli* (Fig. 412 D) zu und ein Penisdivertikel nur *Oligoptychia* und *Acrotoma*, während umgekehrt ein Blasenstieldivertikel nur *Polinskia* fehlt.

Nirgends sind also ganz scharfe Grenzen gegeben, sondern stets vermitteln Übergänge.

Das Blasenstieldivertikel wird niemals zum Canalis receptaculo-uterinus, öffnet sich also nicht in den „Uterus", wie es Simroth (S. 563) angibt, wohl auf einer Angabe Steenbergs (2645) fußend. Steenberg hat später (2511) in seinen glänzenden anatomischen Untersuchungen daraufhingewiesen, daß eine solche Einmündung, die schon früher Wiegmann und Pelseneer bestimmt ablehnten, nicht existiert und von ihm auch nie angegeben worden sei, so daß Simroths Angabe auf einem Irrtum beruht.

Fig. 413.

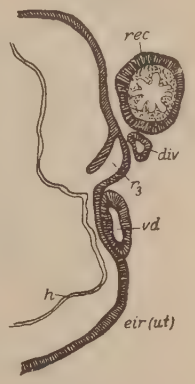


Clausilia plicatula. Oberer Teil der Genitalgänge. — *bt* Befruchtungstasche; *eir* Eirinne; *pro* Prostata; r_3 dritte Rinne des Spermoviduk (*spov*); *sr* Samenrinne; *ves* Vesicula. Nach Steenberg.

Die Kenntnis des feineren Baues des Genitalapparates verdanken wir Steenberg (2511), der eine Reihe dänischer Arten untersuchte. Der Zwittergang, der sich gegen die Eiweißdrüse hin verschmälert, wird kurz vor dem Übergang in den Spermoviduk wieder etwas dicker und dieser Abschnitt wird als Befruchtungstasche bezeichnet (Fig. 413). An der Mündungsstelle des Zwitterganges in diese Tasche sitzt ein Bläschen an, eine Vesicula seminalis. Ob diese Trennung von Ves. sem. und Befruchtungstasche zu Recht besteht, möchte ich zunächst noch bezweifeln, glaube vielmehr, daß die sog. Ves. sem. der Ort der Befruchtung, d. h. die Befruchtungstasche ist. Ich glaube zu dieser Annahme um so mehr berechtigt zu sein, als bei *Clausilia laminata* die Befruchtungstasche im Steenbergschen Sinn von einem dicken Drüsenbelag umgeben ist, also schon mehr die Struktur des Spermoviduktes zeigt. Bemerkenswert ist, daß der Zwittergang im Inneren an der einen Seite einen schmalen, leistenartigen Streifen besitzt, der aus höheren, wimpernden Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 414). Wir haben hier die gleiche Bildung, wie sie Beck von *Buliminus* (vgl. S. 938) oder Eckardt wenigstens ähnlich von *Vitrina* angibt. Eine solche Übereinstimmung mit *Buliminus* tritt uns aber dann weiter auch im Spermoviduk entgegen, der deutlich drei Rinnen erkennen läßt (Fig. 413). Eine Samenrinne, in die die Prostatadrüsen münden und die durch ihr hohes Wimperepithel den Eirinnen gegen-

über gekennzeichnet ist, und zwei Eileiterrinnen, von denen die eine große und mit reichem Drüsenepithel versehene als eigentliche Eirinne gelten muß, während die andere kleinere, mit andersartigen Drüsen ausgestattete Rinne als Leitungsbahn für das fremde Sperma vom Receptaculum zur Befruchtungstasche anzusehen ist. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, da die die beiden Eileiter trennende Falte auch im freien Ovidukt bis zur Mündungsstelle der Bursa zu verfolgen ist, und andererseits diese kleinere Rinne auch bei viviparen Arten (*Balea perversa*, Fig. 415) stets in typischer Weise erhalten bleibt, auch wenn die Wandung der großen Rinne stark gedehnt ist und somit alle Falten ausgeglichen hat.

Fig. 415.



Balea perversa. Querschnitt durch den Ovidukt. *div* Blasenstieldivertikel; *eir (ut)* Eirinne (Uterus); *h* Haut um den Embryo; r_3 dritte Rinne des Spermovidukt. Nach Steenberg.

Das Blasenstieldivertikel zeigt bei *Clausilia laminata* keinerle Drüsenepithel. Das im Inneren vorhandene Sekret muß also aus dem Receptaculum selbst stammen.

Fig. 414.

Clausilia laminata. — Querschnitt durch den Zwittergang. Nach Steenberg.

Die Aufgabe dieses Divertikels ist, die Spermatophore bei der Begattung aufzunehmen, wie Steenberg direkt nachweisen konnte. Bei den anderen von ihm untersuchten Arten ist das Divertikel für diese Aufgabe zu eng; es zeigt dafür wenigstens am Ende ein Epithel mit drüsiger Funktion, ohne daß sich sicher entscheiden ließ, welchem Zweck dieses Sekret dient.

Der Epiphallus ist auch dort, wo er äußerlich gegen Penis und Vas deferens nicht abzugrenzen ist, an der drüsigen Natur seiner cilienlosen Zellen kenntlich. Eine Penispapille fehlt überall; der Penisschlauch ist lediglich mit einer größeren Anzahl Längsleisten ausgestattet. Für den mitunter auftretenden Penisanhang (Appendix) stellt Frankenberger*) fest, daß er kein drüsig differenziertes Organ ist, sondern nur eine besondere Erweiterung des Penisschlauches.

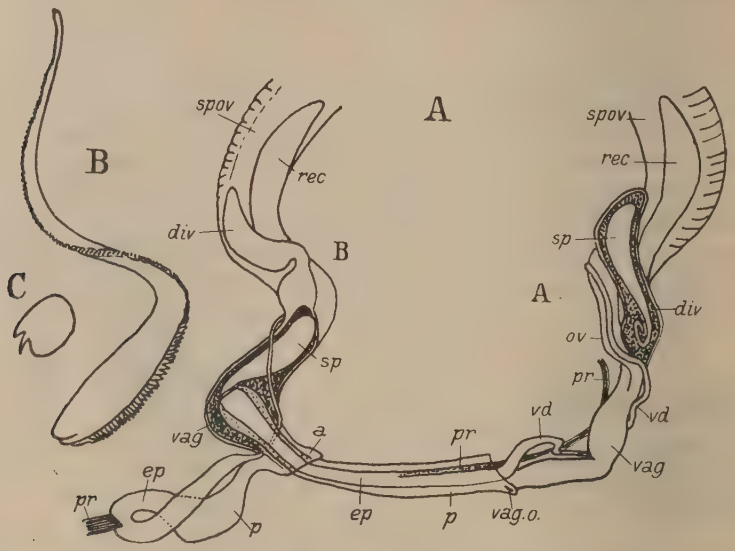
Kopula (S. 567).

Das Vorspiel zur Begattung konnte Steenberg nicht beobachten wohl aber ein in Kopula abgetötetes Paar von *Clausilia laminata* (Fig. 416A) untersuchen. Das eine Tier zeigt den Penis völlig zurückgezogen, doch vermutet Steenberg, wohl mit Recht, daß dies nur die Folge der

*) Frankenberger, Z., Ein Beitrag zur Morphologie und Systematik des Geschlechtsapparates der Gattung *Leucochroa* Beck. — Bull. Intern. Acad. Sc. Bohème, XXI, 1917 (Lit.-Verz. 2690).

Störung sei, daß normalerweise die Begattung gleichzeitig gegenseitig ist. Das andere Tier hat die Rute noch völlig ausgestülpt. Die Spermatophore wird in das Blasenstieldivertikel übertragen, nicht in das Receptaculum selbst. Die Gestalt der Spermatophore (Fig. 416B) ist vorn keulig, nach hinten mehr und mehr in einen Schwanzfaden ausgezogen. Entlang der einen Seite zieht eine flache Rinne, in der eine am Rande gezähnte Lamelle flossenartig verläuft.

Fig. 416.



Clausilia laminata. A. Untere Genitalgänge zweier in Kopula befindlicher Tiere; B. Spermatophore; C. Querschnitt durch die Spermatophore. — *a* Atrium; *div* Blasenstieldivertikel; *ep* Epiphallus; *ov* Ovidukt; *p* Penis; *pr* Penisretraktor; *rec* Receptaculum; *sp* Spermatophore von Tier B; *sp'* Spermatophore von Tier A; *spov* Spermoviduk; *vag* Vagina; *vd* Vas deferens. — Nach Steenberg.

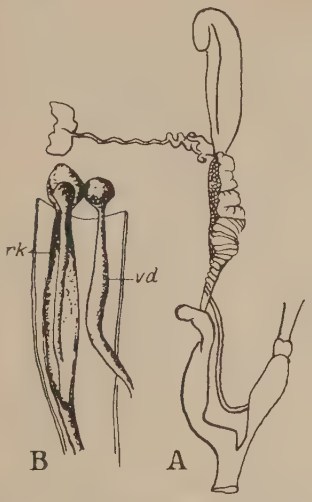
Achatina (S. 564).

Degner (2587) untersuchte die südwestafrikanische *Achatina damarensis*, deren Geschlechtsapparat im allgemeinen den normalen Achatinidenbau aufweist (Fig. 417A). Der eigentliche Penisschlauch ist mit einer kräftigen Längsfalte im Inneren ausgestattet (Fig. 417B), zweifellos ein Reizorgan. Bemerkenswert aber ist, daß der Penisretraktor nicht, wie meist, dem Spindelmuskelsystem angehört, sondern als selbständiger Muskel zum Lungenboden hinzieht. Wir haben hier also ein Verhalten, wie es manchen Limicolarien und Cochlitomen zukommt.

Cochlitoma, der nach Pilsbry, wie Simroth (S. 564) angibt, die muskulöse Penisscheide und die eigenartige Schlingenbildung des Vas deferens fehlen soll, besitzt nach Robson (2368) doch eine typische

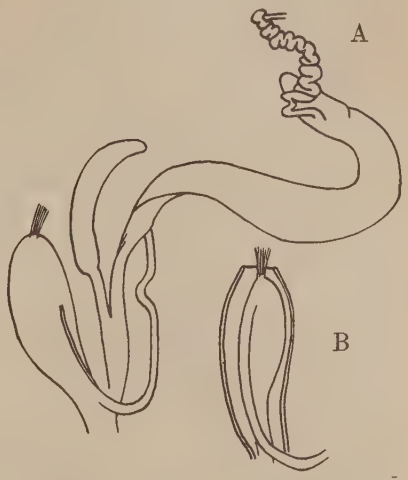
Penisscheide. Wohl aber fehlt die Schlinge des Samenleiters, der also innerhalb der Muskelscheide in den eigentlichen Penis übergeht (Fig. 418). Die Vagina ist verhältnismäßig kurz.

Fig. 417.



Achatina damarensis: B. Penisscheide geöffnet; *rk* Reizkörper. Nach Degner.

Fig. 418.



Cochlitoma zebra var. obesa: B. Penisscheide geöffnet. — Nach Robson.

Enidae.

Xerocerastus.

Degner (2274) untersuchte *Xerocerastus damarensis*, die bisher als (südafrikanische) *Ena* (*Eburnea*) galt. Sie zeigt typische Achatiniden-Charaktere (Fig. 419), so das Fehlen jeglicher Anhangsdrüsen, das kurz gestielte Receptaculum und den vom Spindelmuskel abgehenden Penisretraktor. Es fehlt zwar eine Verbindung zwischen Samenleiter und Penisscheide, doch entbehren auch manche Stenogyrinen eine solche.

Fig. 419.

Xerocerastus damarensis minor. Nach Degner.

Buliminus (S. 565) (Fig. 420).

Eine genaue Beschreibung der Genitalien unserer drei deutschen Arten gibt Beck (2198). Allen gemeinsam ist der Besitz eines das Receptaculum an Länge übertreffenden Blasenstieldivertikels, sowie eines Penisdivertikels, das aus einem dickeren Anfangs-, einem dünnen Mittel- und einem dickeren, mehr oder weniger deutlich blasenförmigen Endstück besteht. Dieses Divertikel sitzt bei *B. montanus* und *obscurus* am hinteren Ende des Penis an, unmittelbar neben der Insertionsstelle des Penisretraktors, von dem es einen Ast empfängt. Bei *B. detritus* mündet es

dagegen weiter unten ein und der Muskel reicht nicht bis an den Anhang. Bemerkenswert ist ein abnorm gebauter Genitalapparat eines *B. detritus*, der, wie Beck angibt, zwei Penisanhänge, einen an der normalen Stelle und einen anderen, kürzeren nahe dem Atrium aufweist (Fig. 420E). Zur Erklärung einer solchen Doppelbildung darf man vielleicht eine Spaltung der Penisanlage annehmen. Der Abschnitt zwischen der knopfförmigen Anschwellung, die normalerweise direkt an der Einmündungsstelle sitzt, und der Mündung (Fig. 420E, ×—×), würde dann einem zweiten unvollkommen entwickelten Penis angehören. Leider liegen keine histologischen Untersuchungen dieser Anomalie vor.

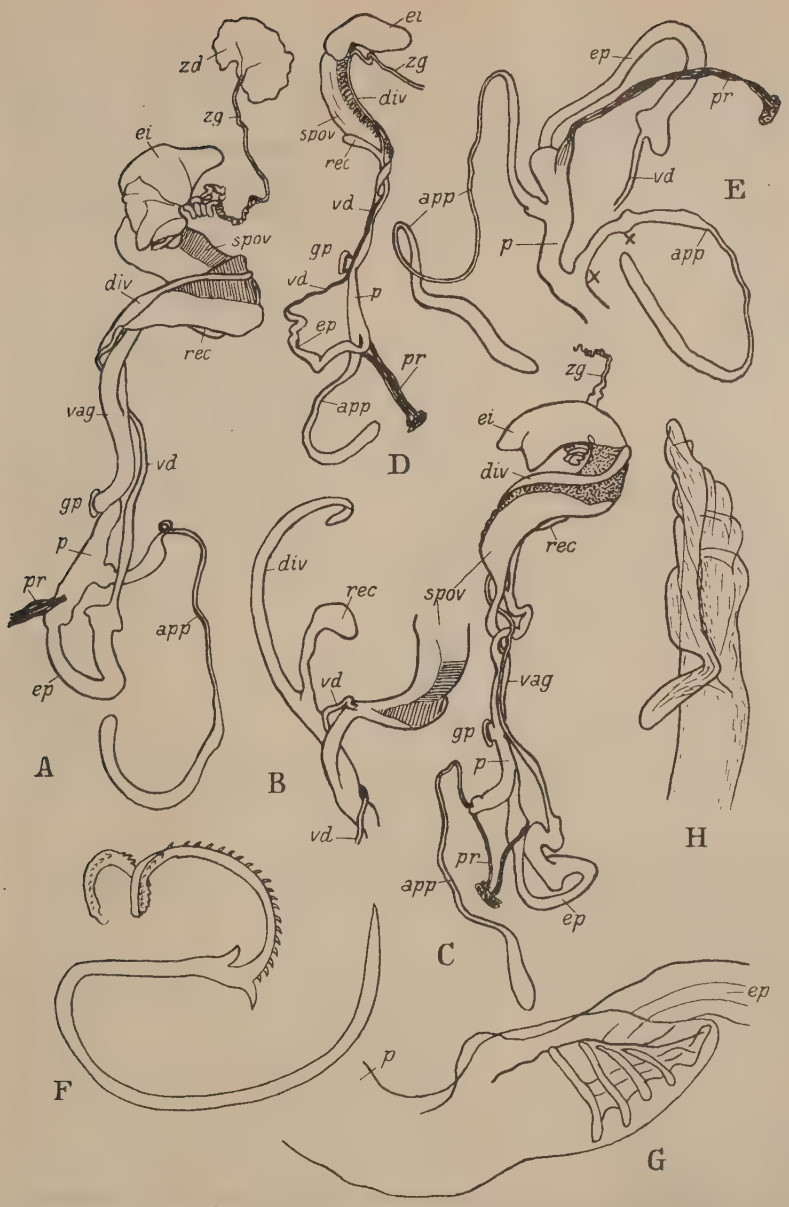
Ein Epiphallus — Beck nennt ihn „hinterer Penisabschnitt" — ist ebenfalls überall vorhanden. Er zeigt bei *B. montanus* (und ähnlich bei *B. obscurus*) etwa in der Mitte eine doppelseitige Ausladung, die keine Zufallsbildung ist, sondern normal auftritt, da die Spermatophore zwei diesen Aussackungen entsprechende, seitliche Zapfen besitzt. Am Übergang in das Vas deferens findet sich bei *B. montanus* und *B. detritus* (bei *B. obscurus* nur ganz schwach) eine weitere seitliche Aussackung, die als Rudiment eines Flagellums betrachtet werden kann. *B. detritus* zeigt an dieser Stelle eine größere Vorwölbung, deren charakteristische Innenstruktur (Fig. 420G) am Kopfstück der Spermatophore ein genaues Abbild erhält (Fig. 420H). Der übrige Teil der Spermatophore ist ein hinten spitz endender Schlauch. Einen gleichen Bau zeigt die hintere Hälfte der Spermatophore von *B. montanus* (Fig. 420F). Zwischen den mittleren Seitenhaken und dem Kopf befindet sich eine charakteristische, durch die Gestalt des Epiphallus bedingte Schlinge. Außerdem trägt dieser Abschnitt eine sägeartig gekerbte, seitliche Lamelle. Die Penisscheide enthält eine Penispapille, die auf der einen Seite eine tiefe Rinne aufweist, in der die Spermatophore bei der Übertragung entlang gleiten dürfte.

Der feinere Bau gleicht in vielem dem der Clausiliiden. Der Zwittergang wird in seiner ganzen Länge von einer aus höheren Wimperzellen gebildeten Leiste durchzogen. Der Spermovidukt läßt drei Rinnen erkennen, von denen aber die kleine, dicht neben der Samenrinne gelegene kaum, wie Beck vermutet, bei der Bildung der Eischale eine Rolle spielt, sondern viel eher der Leitung der Spermatozoen vom Receptaculum zur Befruchtungstasche dient.

Penisanhang wie Blasenstieldivertikel sind drüsiger Natur.

Über die Kopulation werden einige Angaben gemacht. Die Dauer des Begattungsaktes beträgt etwa eine Stunde. Dabei liegen die Schalen beider Tiere nebeneinander und gleichgerichtet. Infolgedessen liegt das eine Tier mit dem Fuß, das andere mit dem Rücken nach oben und nur die hinteren Teile der Fußsohlen sind gegeneinander gedrückt. Leider werden weitere, genauere Angaben nicht gemacht, so daß über die Funktion des Penisanhanges nach wie vor Unklarheit besteht.

Fig. 420.



A. *Buliminus detritus*; B. desgl. Receptaculum und Divertikel freigelegt; C. *B. montanus*; D. *B. obscurus*; E. *B. detritus*, abnormer männlicher Apparat; F. *B. montanus*, Spermatophore; G. *B. detritus* hinteres Ende des Penis; H. *B. detritus* Kopfstück der Spermatophore. — *app* Appendix; *app'* zweiter, anomaler Appendix; *div* Blasenstieldivertikel; *ei* Eiweißdrüse; *ep* Epiphallus; *gp* Genitalporus; *p* Penis; *pr* Penisretraktor; *rec* Receptaculum; *spov* Spermovidukt; *vag* Vagina; *vd* Vas deferens; *zd* Zwitterdrüse; *zg* Zwittergang; ×—× Penisspaltprodukt (s. Text). — Nach Beck.

Pupiden (S. 566).

Soós (2502) untersuchte eine Anzahl Pupen, die im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie die voraufgehenden Gruppen zeigen. *Pupa frumentum* ähnelt mit seiner in 6—7 Büschel aufgelösten Zwitterdrüse (Fig. 421) den Clausilien sehr. Das Vas deferens, dessen erweiterter Endteil als Epiphallus gelten kann, mündet seitlich in einen am oberen Ende kolbig aufgetriebenen Penis, dem ein kurzes, starkes Coecum ansitzt. Da der Retraktor erst unterhalb der Anschwellung des Penis inseriert, bleibt

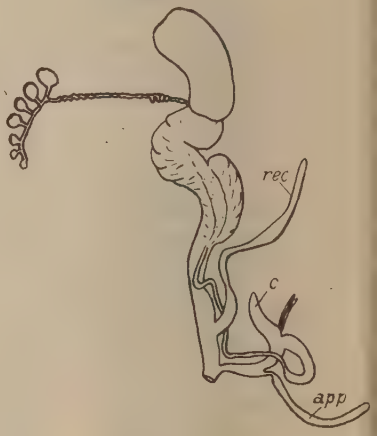
Fig. 421.

Pupa frumentum. Nach Soós.

Fig. 422.

Modicella avenacea. Nach Soós.

Fig. 423.



Orcula orientalis. *app* Appendix; *c* Coecum; *rec* Receptaculum. — Nach Hesse.

ungewiß, ob diese nicht noch dem Epiphallus zuzurechnen ist. Dann würde das Coecum einem Flagellum entsprechen. Ein Blasenstieldivertikel fehlt, wie bei allen europäischen Formen.

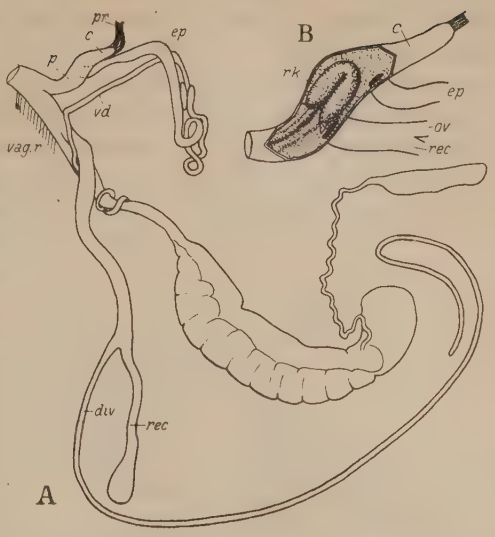
Modicella avenacea (Fig. 422) besitzt einen langen, schlauchförmigen Penis und einen kurzen Epiphallus, wenn man den verdickten Abschnitt des Samenleiters jenseits der Insertionsstelle des Penisretraktors als solchen gelten lassen darf. Ein Flagellum fehlt ebenso wie ein Coecum.

Unsicherer lauten die Angaben über *Orcula*, deren Zwitterdrüse wieder den Zerfall in einzelne Büschel aufweist. *O. doliolum* und *O. dolium* besitzen nach Soós (2502) am Übergang des langen, mehrfach gewundenen Epiphallus in den einfachen, schlauchförmigen Penis ein kräftiges Coecum. Ein gleiches gibt auch Hesse (2356) für zwei orientalische Arten, *O. orientalis* und *O. batumensis* an, nur daß bei letzterer das Coecum klein bleibt. Beide aber besitzen noch einen Appendix am Penis (Fig. 423). Hesse vermutet nun einen solchen auch bei anderen Arten, doch betont Soós (2502, 2503), daß er bestimmt fehlt. Daß das Receptaculum keine schärfer abgesetzte Endblase hat, ist nebensächlich.

Cerion.

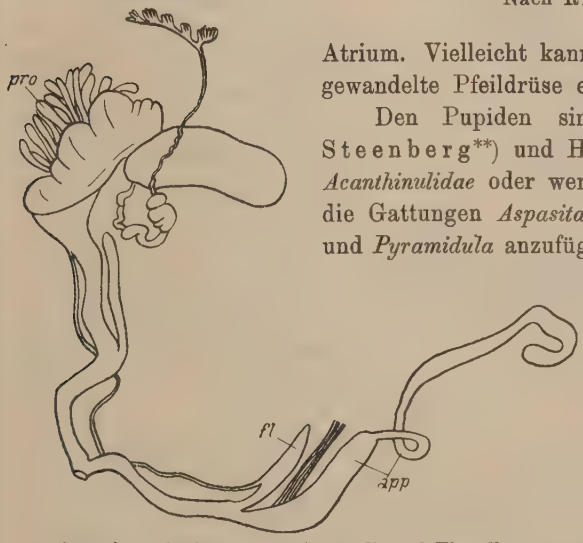
—*Cerion*, die Richter*) neuerdings untersuchte, schließt sich hier gut an. Ein Pfeilapparat fehlt, doch ist ein Blasenstieldivertikel vorhanden (Fig. 424). Das Vas deferens geht ohne scharfe Grenze in den Epiphallus über, der dann in einen kurzen Penis mündet. Neben dieser Eintrittsstelle sitzt ein Coecum an, daß ein ähnlich schraubiges Innenrelief zeigt, wie es Beck von *Buliminus* beschrieb. Bemerkenswert aber ist das Vorhandensein eines Reizkörpers am Übergang des Penis in das Atrium. Vielleicht kann man darin eine umgewandelte Pfeildrüse erblicken.

Fig. 424.



Cerion glans. B. Penis geöffnet mit Reizkörper (*rk*). *c* Coecum; *ep* Epiphallus; *vagr.* Vaginalretraktor. Nach Richter.

Fig. 425.



Aspasita triaria. — *app* Appendix; *fl* Flagellum; *pro* Prostata. — Nach Soós.

Den Pupiden sind nun weiter nach Steenberg**) und Hesse***) als Familie *Acanthinulidae* oder wenigstens als Subfamilie die Gattungen *Aspasita*, *Vallonia*, *Acanthinula* und *Pyramidula* anzufügen, die Simroth noch bei den belogonen Heliciden stehen läßt (S. 584, 585); sie mögen also nunmehr bei den Pupiden behandelt werden.

Aspasita.

Aspasita triaria, die Soós (2502) untersuchte, besitzt

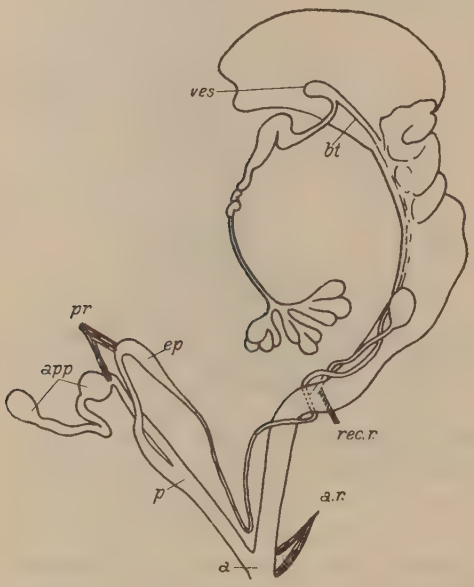
*) Richter, K., Zur Anatomie von *Cerion glans* Küster. — Jena. Zeitschr., LXII, 1926 (Lit.-Verz. 2691).

**) Steenberg, C. M., Anatomie des *Acanthinula* et des *Vallonia*. Les organes génitaux. — Vidensk. Meddel. Dansk. Naturh. Foren, LXIX, 1917 (Lit.-Verz. 2692).

***) Hesse, P., Die systematische Stellung von *Pyramidula rupestris* Drap., nebst Bemerkungen über einige verwandte Arten. — Arch. Mollkd., L., 1918 (Lit.-Verz. 2693).

eine in Gruppen zerfallene Zwitterdrüse und schließt sich in den männlichen Endwegen eng an *Buliminus* an, insofern als dem Penis ein langes, undeutlich dreiteiliges Divertikel ansitzt (Fig. 425), das als auf den Penis übergetretene Pfeildrüse gelten kann. Der Penisretraktor setzt mit einem Ast an dem Anhang an. Das Vas deferens mündet seitlich in einen etwa spindelförmigen Abschnitt, der vielleicht einem sehr kurzem, mit dem Flagellum zusammengeflossenen, einheitlichen Epiphallus entspricht; ein Blasenstieldivertikel fehlt.

Fig. 426.



Vallonia pulchella var. costata. — *a* Atrium; *app* Appendix; *a. r.* Atrialretraktor; *bt* Befruchtungstasche; *ep* Epiphallus; *p* Penis; *pr* Penisretraktor; *rec. r.* Receptaculumretraktor; *ves* Vesicula. — Nach Steenberg.

Vallonia (S. 584).

Die erste wirklich genaue Untersuchung hat Steenberg*) kürzlich geliefert (Fig. 426). Die Zwitterdrüse setzt sich aus drei Büscheln von je 3—4 Acini zusammen. Der Zwittergang, anfangs dünn, schwillt gegen das Ende hin beträchtlich an und geht dann in eine langgestreckte Befruchtungstasche über. Die knopfförmige Anschwellung an deren Beginn bezeichnet Steenberg als Vesicula seminalis, wofür aber kein zwingender Grund angeführt wird. Der Spermoviduktist verhältnismäßig kurz und besonders die „Prostata" nur auf eine kurze Strecke hin ausgebildet. Das kurzgestielte, kugelige Receptaculum sitzt ziemlich hoch an und die Vagina ist daher relativ lang. Ein Pfeilsack, wie ihn Simroth nach Lehmann angibt, existiert nicht. Das geht auch aus Watsons Darstellung**) sicher hervor. Das Vas deferens bildet einen kurzen Epiphallus, der dann in einen langen, zylindrischen Penis mündet. Diesem sitzt nun ein flagellenähnliches, langes Divertikel an, das etwa in der Mitte eine kugelige, am Ende etwa birnförmige Anschwellung aufweist. An ersterem, das von Watson nicht angegeben wird, inseriert ein Ast des Penisretraktors. Auffallend ist nun, daß nach Watson

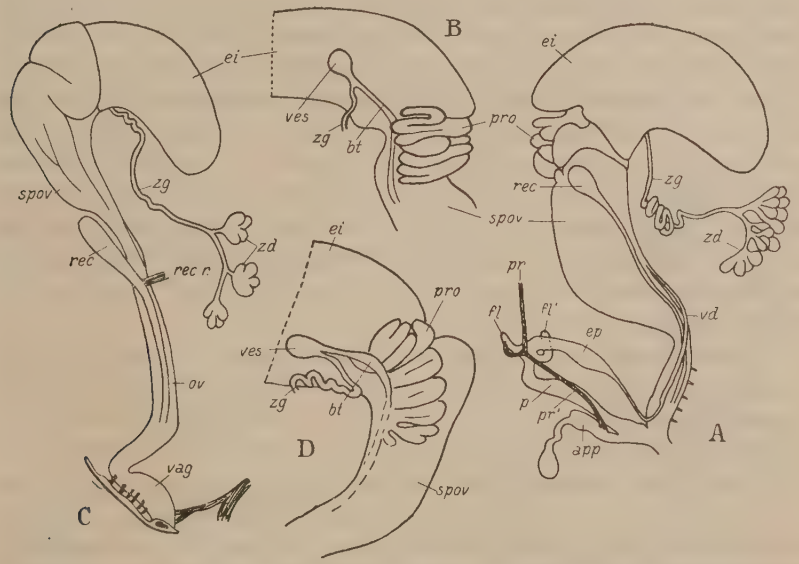
*) Steenberg (2692).

**) Watson, H., The affinities of *Pyramidula*, *Padulastra*, *Acanthinula* and *Vallonia*. — Proc. Mal. Soc. London, XIV, 1921 (Lit.-Verz. 2694).

kurz vor der Mündung des Penis in das Atrium jenem ein zweites, am Ende wenig angeschwollenes Flagellum ansitzt. Steenberg erwähnt davon nichts, wohl aber beschreibt er einen zweiarmigen Atrialretraktor. Sollten nicht etwa beide Autoren das gleiche Gebilde gesehen und nur verschieden gedeutet haben? Hier könnte nur eine erneute Untersuchung Klarheit schaffen.

Der Tentakelretraktor verläuft zwischen Penis und Vagina. Ein schwacher Muskel setzt auch am Ovidukt und Blasenstiel an. Der Penisretraktor ist diaphragmatisch.

Fig. 427.



A. *Acanthinula aculeata*; B. Oberer Teil des Genitalapparates von der anderen Seite gesehen; C. *A. lamellata*; D. *A. lamellata*, obere Ausführgänge. — *app* Appendix; *bt* Befruchtungstasche; *ei* Eiweißdrüse; *ep* Epiphallus; *fl, fl'* Flagellum; *ov* Ovidukt; *p* Penis; *pr, pr'* Penisretraktor; *rec* Receptaculum; *rec. r.* Receptaculumretraktor; *spov* Spermovidukt; *vag* Vagina; *vd* Vas deferens; *ves* Vesicula; *zd* Zwitterdrüse; *zg* Zwittergang. — Nach Steenberg.

Acanthinula (S. 585).

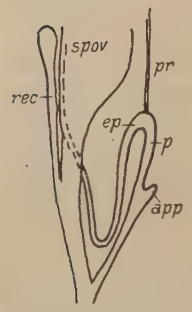
Acanthinula schließt sich nach Boycott (2230/31), Steenberg (2692), S. 940) und Watson (2694, S. 941) aufs engste an *Vallonia* an. Es finden sich bei *A. aculeata* nur unwesentliche Differenzen (Fig. 427). Der Zwittergang besitzt nicht die auffallende Verdickung, die Prostata ist noch etwas kürzer und schärfer in einige wenige (meist 6) Schläuche getrennt. Das Receptaculum ist länger gestielt und setzt viel weiter unten an, so daß die Vagina wesentlich kürzer ist. Ein Pfeilsack fehlt. Etwas abweichender gestalten sich die Verhältnisse am Übergang des spindelförmigen Epiphallus in den Penis. Hier finden sich zwei kurze Divertikel, von denen eines

die Insertionsstelle des Penisretraktor aufweist. Ein Appendix ist fast in der gleichen Ausbildung wie bei *Vallonia* vorhanden, nur sitzt er dem Penis weiter unten an; auch ein Ast des Retraktor reicht bis an denselben. Der Tentakelretraktor verläuft wieder zwischen Penis und Vagina und ein Muskel für Ovidukt und Receptaculum ist gleichfalls vorhanden. Der Penisretraktor entspringt hier aber vom Columellaris.

Ganz besonders bemerkenswert sind nun die Verhältnisse bei *A. lamellata* (Fig. 427 C, D). Lehmann gab eine Darstellung des Genitalapparates, die mit dem von *A. aculeata* (nach Lehmanns Beschreibung) im wesentlichen übereinstimmt; daß er dabei fälschlich einen Pfeilsack angab, sei nur nebenbei erwähnt. Nun untersuchte Boycott (2230) die Art, konnte aber keinen Begattungsapparat auffinden, obwohl eine typische Zwitterdrüse vorhanden war. Das Gleiche beobachtete dann auch Steenberg. An den Zwittergang schließt sich ein kurzer Spermovidukt an, der aber, ohne eine Vas deferens abzuspalten, in den sehr langen Ovidukt übergeht (Fig. 427 C). Die Samenrinne, die zunächst in typischer Ausbildung vorhanden ist und wie bei *A. aculeata* nur wenige (7—9) Prostataschläuche aufnimmt, verschwindet dann völlig. Die Vagina geht in eine Art Atrium über, das einerseits mit einer Anzahl Muskeln an die Haut befestigt, andererseits aber durch einen kurzen Muskel mit dem Retraktor des kleinen Tentakels verbunden ist.

Dieser Mangel eines Penis ist auffällig genug. Freilich bleibt es dabei noch unsicher, ob eine Rute nicht doch noch auftritt. Bereits für *A. aculeata* gibt Steenberg an, daß bei Sommertieren der männliche Apparat nur ganz wenig entwickelt war und erst bei Oktobertieren seine volle Ausbildung erhalten hatte. Es scheint also wohl möglich, daß auch bei *A. lamellata* eine spätere Entwicklung des Penis eintritt. Allerdings hat Steenberg von dieser Art sowohl im Juni wie im Mai gesammelte (überwinterte) Tiere untersucht und bei keinem das Begattungsorgan gefunden. Wenn auch ohne Beobachtung eines ganzen Lebenszyklus möglichst vieler Tiere keine Sicherheit zu gewinnen ist, so hat es doch den Anschein, als ob hier stets ein Penis fehlt. Wir würden damit eine interessante Parallele zu ähnlichen Erscheinungen bei *Agriolimax laevis* haben, bei dem ja auch die Ausbildung des Penis unter besonderen Verhältnissen mehr oder weniger vollständig zu unterbleiben scheint.

Fig. 428.



Pyramidula rupestris. Nach Watson.

Pyramidula (S. 572).

Etwas abweichender von den beiden vorigen Genera gestaltet sich *Pyramidula* (Fig. 428), doch gleicht sie immerhin in vielem so sehr den bisherigen Formen, daß man sie nicht unter den Endodontiden stehen lassen kann, wo sie Simroth noch aufführt. Das geben übereinstimmend Soós, Hesse und Watson

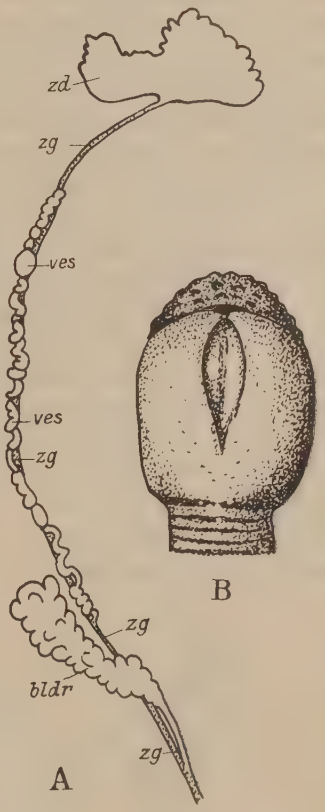
an. Pfeildrüsen und Pfeilsack fehlen auch hier gänzlich. Ein Epiphallus wird von Soós nicht erwähnt, doch ist er nach Watsons Darstellung, wenn auch nur undeutlich, vorhanden. Der Appendix, der nach Soós fehlt, wird von Watson als kleine Anschwellung dargestellt.

Daß die Art vivipar ist, gibt Soós an. Er fand stets nur einen ziemlich großen Embryo im Uterus.

Fig. 429.

Patulastra balmei. — *ep* Epiphallus; *pp* Penispapille; *vd* Vas deferens. Nach Watson.

Fig. 430.



A. *Stenogyra decollata*: Zwitterdrüse (*zd*); Zwittergang (*zg*); Vesicula seminalis (*ves*) und blasenförmige Drüse (*bldr*); B. Penis-Glans. — Nach Wille.

Patulastra.

An *Pyramidula* schließt sich, wiederum nach Watson, *Patulastra* eng an (Fig. 429). Ein Epiphallus ist deutlich ausgebildet und von beträchtlicher Länge. In der Penisscheide findet sich eine kleine, konische, durchbohrte Papille. Ein Penisanhang fehlt ebenso wie ein Flagellum oder ein Pfeilapparat.

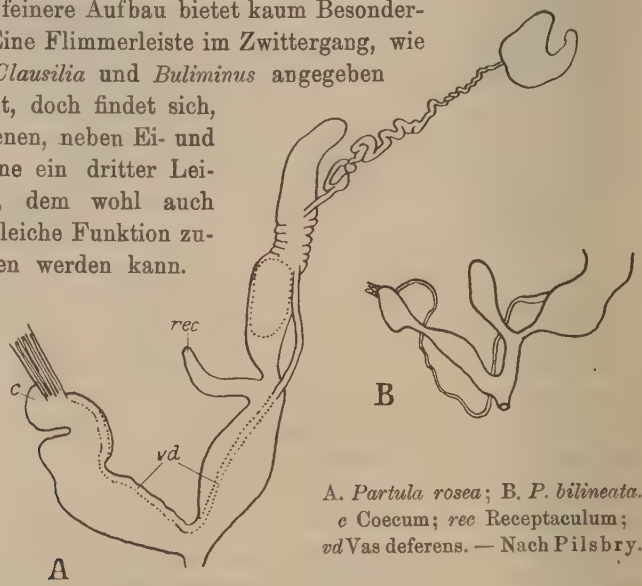
Stenogyra (*Rumina*) (S. 566).

Die Stellung der *Stenogyra* in der Nähe der Pupiden wird durch Willes Untersuchungen der *St. decollata* (2540) nur bestärkt. Besonderheiten, die in dieser Art noch von keiner Lungenschnecke beschrieben sind, bieten sich am Zwittergang dar. Er wird fast in seiner ganzen Länge von einer schlauchförmigen Vesicula seminalis begleitet, die den

Gang meist an Dicke übertrifft und etwa am Anfang des untersten Drittels mit einem dünnen Stiel in ihn mündet (Fig. 430 A). An keiner anderen Stelle findet sich eine weitere Kommunikation. Kurz vor dem unteren Ende des Zwitterganges öffnet sich dann ein zweites Anhangsgebilde, ein gestielter, blasenförmiger Sack (Fig. 430 A), dessen Inneres stets von Sekret reichlich gefüllt ist. Diese Blase wird von hohem Cylinderepithel ausgekleidet, dem nach Wille das Sekret entstammen soll. Die Funktion bleibt zunächst gänzlich unklar. Es scheint mir nicht ganz ausgeschlossen, daß es sich doch um eine hier nur besonders entwickelte Befruchtungstasche handelt. Ein Divertikel am Stiel des nur kurzen Receptaculums fehlt; ebenso ein Epiphallus, und Willes Darstellung macht es sehr wahrscheinlich, daß eine Spermatophorenbildung überhaupt unterbleibt. Das Vas deferens tritt etwa in der Mitte des ziemlich kurzen, walzenförmigen Penis in dessen Wand ein, verläuft aber dort noch bis zur Spitze, ehe es sich öffnet. Die Öffnung liegt in einer Rinne, die von zwei eiförmigen, wohl zum Teil als Glans funktionierenden Wülsten gebildet wird (Fig. 430 B).

Der feinere Aufbau bietet kaum Besonderheiten. Eine Flimmerleiste im Zwittergang, wie sie von *Clausilia* und *Buliminus* angegeben wird, fehlt, doch findet sich, wie bei jenen, neben Ei- und Samenrinne ein dritter Leitungsweg, dem wohl auch hier die gleiche Funktion zugeschrieben werden kann.

Fig. 431.



A. *Partula rosea*; B. *P. bilineata*.
c Coecum; *rec* Receptaculum;
vd Vas deferens. — Nach Pilsbry.

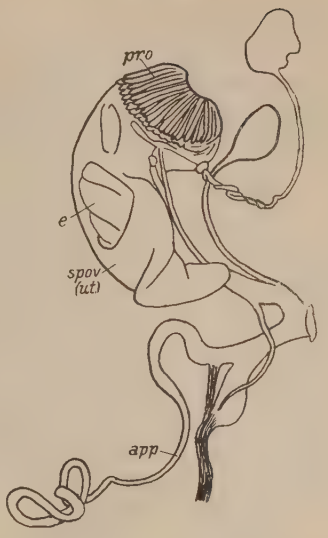
Partula (S. 567).

Pilsbrys Darstellung im Manual (2664) läßt die weitgehende Übereinstimmung mit den Achatinelliden erkennen. Der lange Penis besitzt einen terminalen Retraktor. Das Vas deferens, das sowohl an die Vagina wie an den Penis durch reichliches Bindegewebe angeheftet ist, mündet unter einer Papille, aber nicht ganz terminal, so daß ein kleines Coecum bleibt. Das Receptaculum seminis ist kurz und sitzt weit oben an der Vagina an (Fig. 431).

Achatinellidae (S. 567).

Nach Pilsbry (2664) ist der Genitalapparat der Achatinelliden charakterisiert: durch die auffallend kleine Eiweißdrüse, die vielfach überhaupt nicht aufgefunden werden konnte, durch das Fehlen jeglichen Spermoviduktes, durch das sehr langgestielte Receptaculum seminis und den langen Penisanhang, den Simroth wohl mit Recht als Pfeildrüse ansieht. Der Penisretraktor gabelt sich kurz vor der Insertion; der eine Ast geht zum Penisende, der andere an die Basis der „Pfeildrüse“ (Fig. 432).

Fig. 432.

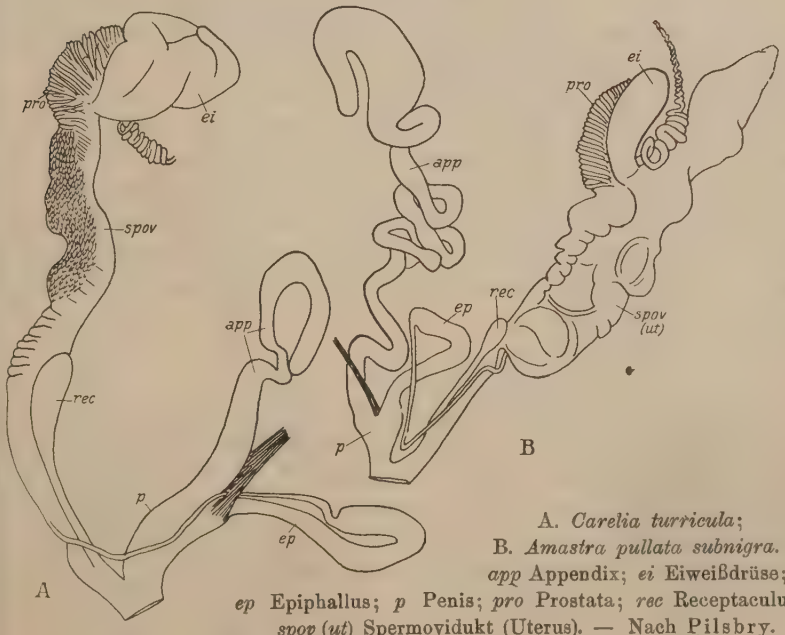


Partulina confusa. — *app* Appendix; *e* Embryo; *pro* Prostata; *spov* (*ut*) Spermovidukt (Uterus). Nach Pilsbry.

Amastridae.

Auch hier fehlt wohl, wie bei den Achatinelliden, ein Spermovidukt, obwohl nach Pilsbrys (2664) Abbildung (Fig. 433 A) kein ganz sicherer Schluß zu ziehen ist. Im Gegensatz zu den Achatinelliden ist die Eiweißdrüse hier wesentlich stärker entwickelt, während andererseits das Re-

Fig. 433.



A. *Carelia turricula*; B. *Amastra pullata subnigra*. *app* Appendix; *ei* Eiweißdrüse; *ep* Epiphallus; *p* Penis; *pro* Prostata; *rec* Receptaculum; *spov* (*ut*) Spermovidukt (Uterus). — Nach Pilsbry.

ceptaculum kürzer ist. Die Pfeildrüse ist in der Regel gegen das Ende hin sackförmig erweitert, sie erreicht bei *Amastra pullata subnigra* (Fig. 433 B) ungeheure Dimensionen. Bemerkenswert ist auch, daß der Penisretraktor nicht mehr mit einem Ast am terminalen Ende des Penis anfaßt, sondern nur noch an der Pfeildrüsenbasis. Auch die Amastriden sind wie die Achatinelliden wohl ausnahmslos vivipar.

Tornatellinidae.

Die Tornatelliniden nehmen eine Art Zwischenstellung zwischen Achatinelliden und Amastriden ein (Fig. 434). Ob ein Spermovidukt vorhanden ist, geht aus Pilsbrys Darstellung nicht klar hervor; er scheint zu fehlen. Ebenso ist die Eiweißdrüse, wenn überhaupt vorhanden, nur sehr klein. Das Receptaculum ist wieder langgestielt, sitzt aber dem Ovidukt viel weiter oben an. Die Pfeildrüse ist klein und ohne terminale Erweiterung. Auch inseriert der Penisretraktor nur am Penisende. Der Penis ist lang und zylindrisch, seine innere Struktur ist noch kaum genauer untersucht.

Anostoma, Tomigerus.

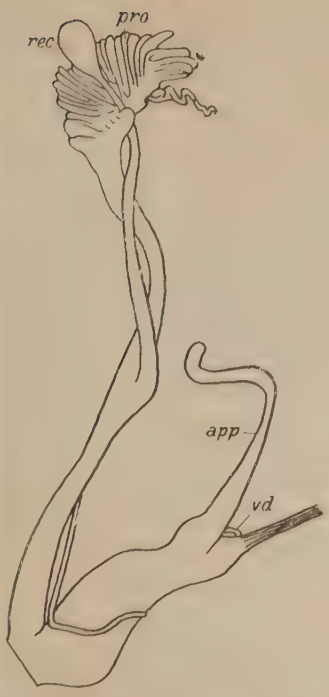
Die beiden brasilianischen Gattungen wurden von Heath (2343) untersucht, der aber durchaus noch nicht alles aufklärt. Charakterisiert sind beide durch einen enorm langen Spermovidukt, der nach den Abbildungen (Fig. 435) erst ganz in der Nähe des Atriums das Vas deferens abgibt. Ein freier Ovidukt fehlt fast ganz, da das Receptaculum unmittelbar neben der Spaltungsstelle von Ei- und Samenleiter in ersteren mündet. Das Receptaculum hat die gleiche Länge wie der Spermovidukt; seine Endblase liegt der Eiweißdrüse dicht an. Ein langes Flagellum kommt bei beiden Arten vor. Wie weit ein Epiphallus ausgebildet ist, bleibt unklar, da die Stücke von *Anostoma* noch nicht ganz reif waren und bei *Tomigerus* ein Penisretraktor nicht aufgefunden wurde. Ebenso bleibt die innere Beschaffenheit des Penis unbekannt. Bemerkenswert ist die nur aus wenigen Schläuchen bestehende Zwitterdrüse von *Tomigerus*, bei der auch am Zwittergang eine ziemlich große Vesicula seminalis ansitzt. Eine Pfeildrüse oder Penisanhänge, die in diesem Sinne gedeutet werden könnten, fehlen.

7. Helicidae s. l. (S. 570).

α) Endodontiden (Haplogona) (S. 572).

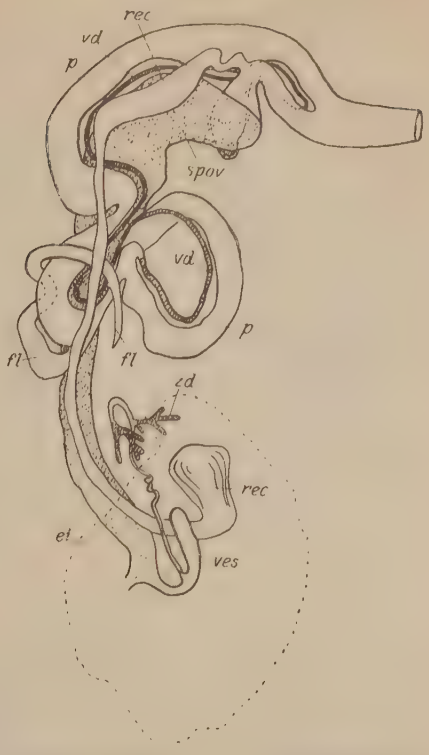
Daß *Pyramidula* den Pupiden angereiht werden muß, wurde schon oben (S. 940) angegeben. *Patula* untersuchte Soós (2502) erneut. Nach ihm kann man wenigstens bei *P. solaria* einen Epiphallus deutlich erkennen (Fig. 436), sofern die allmähliche Verdickung des Vas deferens vor der Insertion des Penisretraktor nicht anomal ist. So stellen auch diese Formen keine typischen Haplogonen dar, wiewohl sie mangels aller Anhangsgebilde dem Typus noch recht nahe kommen.

Fig. 434.



Auriculella pulchra. — *app* Appendix; *pro* Prostata; *rec* Receptaculum; *vd* Vas deferens. — Nach Pilsbry.

Fig. 435.

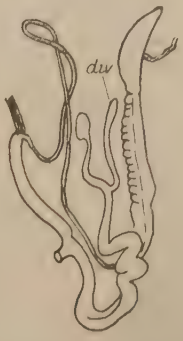


Tomigerus clausus. — *ei* Eiweißdrüse; *fl* Flagellum; *p* Penis; *rec* Receptaculum; *spov* Spermovidukt; *vd* Vas deferens; *ves* Vesicula; *zd* Zwitterdrüse. — Nach Heath.

Fig. 436.

Patula ruderata. — Nach Soós.

Fig. 437.

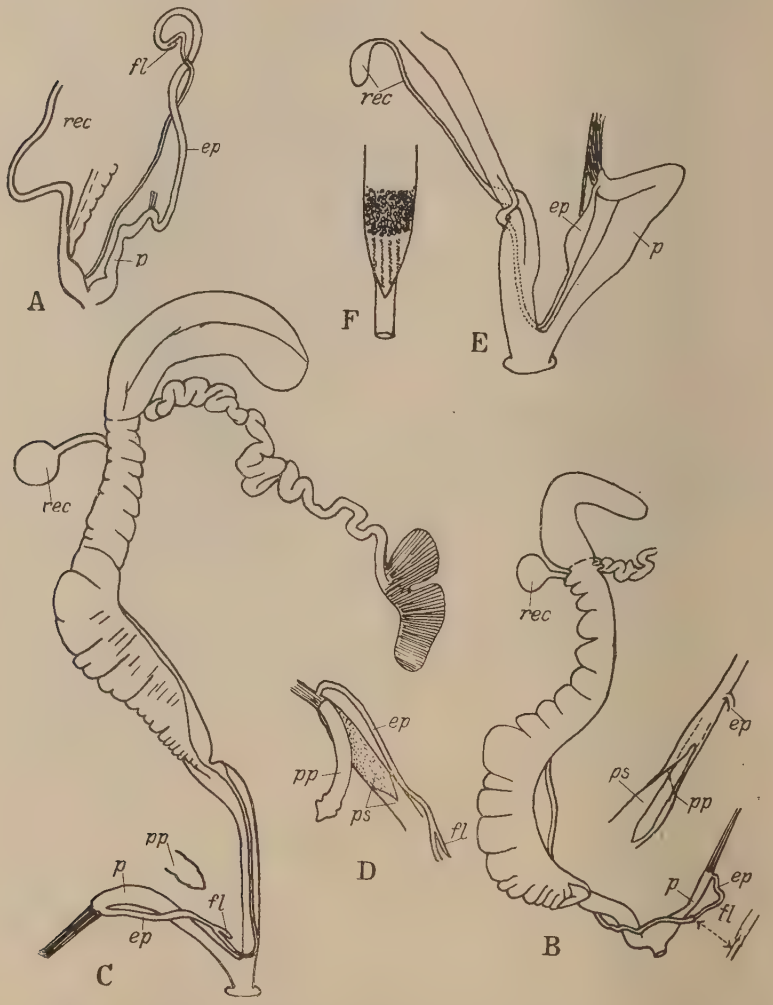


Sculptaria damarensis.
div Blasenstieldivertikel.
Nach Degner.

β) Protogona (S. 573).

Sculptaria, die Pilsbry zu den Protogonen stellt, wurde kürzlich von Degner (2273) untersucht. Er fand am Blasenstiel ein ziemlich

Fig. 438.



A. *Ashmunella esuritor*; B. *Sonorella optata*; C. *Sonorella bicipitis*; D. desgl. Penisscheide geöffnet; E. *Oreohelix peripherica*; F. desgl. Penis geöffnet. — *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pp* Penispapille; *ps* Penisscheide; *rec* Receptaculum. Nach Pilsbry.

langes, dickwandiges Divertikel (Fig. 437). Am Penis fehlen alle Anhänge, ebenso ein äußerlich erkennbarer Epiphallus, doch ist ein innerer Epiphallus, eine sog. Patronenstrecke, ausgebildet.

Das für die Protogona auffallende Blasenstieldivertikel bringt die Gattung mit *Corilla* und *Plectopylis* (vgl. S. 580) in näheren Zusammenhang, so daß wenigstens *Corilla* ebensogut hierhergezogen werden könnte.

γ) Epiphallogona (S. 577) (Fig. 438).

Hier sind wohl auch die Gattungen *Ashmunella*, *Sonorella* und *Oreohelix* einzufügen, sofern man Pilsbrys Einteilung bestehen läßt. Ihre Anatomie hat Pilsbry geliefert (2454, 2624).

Allen gemeinsam ist der Mangel eines Pfeilapparates. Hinsichtlich der männlichen Endwege ergeben sich für die drei Gruppen typische Unterschiede. *Ashmunella* hat einen relativ langen Epiphallus, der am Beginn ein sehr kleines Flagellum trägt. Der Penis ist zweiteilig, oben dünn, unten geschwollen. Bei *Sonorella* ist der Epiphallus kürzer. Ein Flagellum ist meist vorhanden, doch kann es auch nur angedeutet sein oder ganz fehlen. Der Penis enthält eine zylindrische, vorn leicht zugespitzte Papille. *Oreohelix* hat ebenfalls einen kurzen Epiphallus, dem ein Flagellum stets fehlt. Auch eine Penispapille ist nicht vorhanden. Dafür ist der obere Abschnitt des Penis dicht mit Papillen besetzt und der untere mit Längswülsten ausgestattet.

Thysanophora dürfte sich hier anschließen.

η) Belogona (S. 580).

Zonitoides (S. 583).

Boycott (2228) untersuchte den Receptaculumstiel von *Z. excavatus* (nach ihm *Hyalinia*, wie schon Moos früher), der sich ja am unteren Ende gabelt. Der eine Ast mündet weit unten in die Vagina. Ein zweiter, kürzerer Ast, der, von Simroth als Canalis receptaculo-uterinus bezeichnet, in den Ovidukt mündet, findet sich nur bei jungen Tieren. Ein dritter Ast endlich geht in einen dünnwandigen Sack, der Penis und Pfeilsack umgibt, aber weder eine Öffnung nach außen hat, noch ein Teil des Genitalapparates ist.

Letzterer Umstand legt die Vermutung nahe, daß dieser Gang, den frühere Untersucher nicht angeben, gar kein Seitenast des Blasenstiels ist, sondern vielleicht nur ein Gefäß. Eine Nachprüfung an Schnitten wäre hier wünschenswert. Die Bedeutung des in den Ovidukt mündenden Astes bleibt unklar. Daß darin eine Anpassung an Selbstbefruchtung zu sehen ist, wie Simroth (S. 584) vermuten möchte, glaube ich nicht; denn abgesehen davon, daß nach Boycott dieser Gang bei erwachsenen Tieren fehlt, sehe ich keinen Grund, warum gerade ein solcher Verbindungsgang und nicht vielmehr einer zum Vas deferens für eine Selbstbefruchtung besonders geeignet sein soll.

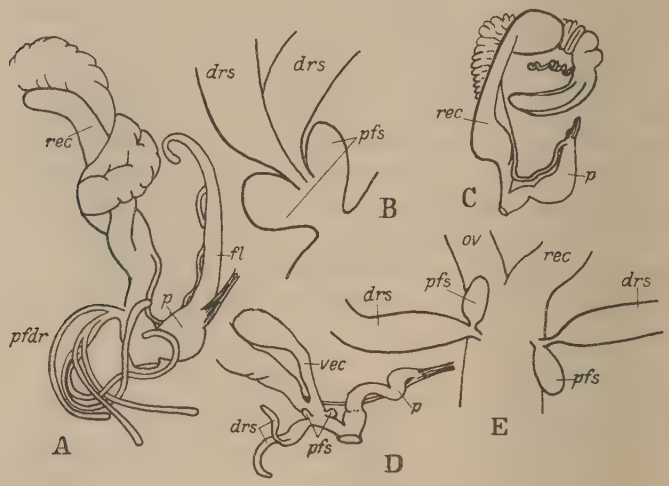
Afrikanische Heliciden.

Die lange unbekannten, äquatorialafrikanischen Heliciden untersuchte Pilsbry.*) Allen gemeinsam ist ein auffallend dicker Epiphallus, der

*) Pilsbry, H., 2687; S. 920.

am Beginn stets ein meist kräftiges Flagellum besitzt (Fig. 439). Das Receptaculum ist im allgemeinen kurz und bei *Halolimnohelix* ohne Endblase. Am stärksten ist es bei *Haplohelix* entwickelt (Fig. 439 C). Letzterer fehlt eine Pfeildrüse völlig. Die beiden anderen Gattungen besitzen sie, und zwar *Halolimnohelix* als zwei seitliche Säcke, zwischen denen zwei mehrfach gegabelte Drüsenschläuche einmünden (Fig. 439 B), und *Vicariihelix* als zwei sehr kleine Säcke, an deren Basis sich je ein dicker, unverzweigter Drüsenschlauch anheftet (Fig. 439 E).

Fig. 439.



A. *Halolimnohelix sericata*; B. desgl. Pfeilapparat; C. *Haplohelix anadenia*; D. *Vicariihelix orthotricha*; E. desgl. Pfeilapparat. — *drs* Drüsenschlauch; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pfdr* Pfeildrüse; *pfs* Pfeilsack. — Nach Pilsbry.

Da die Pfeildrüsen mit den Pfeilsäcken gemeinsam dem Ovidukt ansitzen und letztere nicht zylindrisch sind, so stehen die afrikanischen Heliciden mit den Belogona euadenia in näherem Zusammenhang, nicht mit den Belogona siphonadenia, denen unsere europäischen Gattungen angehören. Ihre nächsten Verwandten sind unter den asiatischen Gattungen zu suchen und da stehen sie der japanischen *Trishoplita* und *Eulotella* am nächsten, obgleich diese in manchem verschieden, spezialisierter sind.

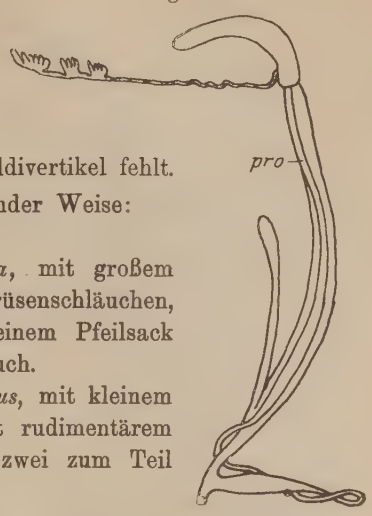
Helicodontinae (S. 589).

Die früheren Angaben sind durch Hesse*) erweitert worden, leider nur als vorläufige Mitteilungen ohne Abbildungen. Dazu kommen noch die Untersuchungen von Soós (2502) an *H. diodonta* (Fig. 440). Der Penis ist ziemlich kurz und hat nur selten ein Flagellum. Der Penisretraktor

*) Hesse, P., Die Subfamilie *Helicodontinae*. — Nachr. Bl. Deutsch. Malak. Ges., L, 1918 (Lit.-Verz. 2695).

ist bisweilen endständig, öfter an der Mitte inserierend. Dann darf man wohl eine Trennung in Epiphallus und eigentlichen Penis annehmen. Der Retraktor entspringt bei *Helicodonta* s. str. vom Spindelmuskel, bei *Oestophora* vom Diaphragma. Die Vagina ist meist lang, oft mit einem Pfeilsack, an dessen Basis ein bis drei kurze, zylindrische oder keulenförmige Drüsenschläuche ansitzen. Der Pfeil ist glatt, einfach, kurz, ohne Krone, meist kegelförmig, selten gebogen. Ein Blasenstieldivertikel fehlt.

Fig. 440.



Helicodonta (*Soosia*) *diodonta*. *pro* Prostata. Nach Soós.

Hesse trennt die Gruppe in folgender Weise:

A. Mit Pfeilsack.
   1. Ohne Flagellum: *Oestophora*, mit großem Pfeilsack und zwei bis drei Drüsenschläuchen, und *Drepanostoma*, mit kleinem Pfeilsack und nur einem Drüsenschlauch.
   2. Mit Flagellum: *Mastigophallus*, mit kleinem Pfeilsack und darunter mit rudimentärem Nebensack; Pfeil gebogen; zwei zum Teil gegabelte Drüsenschläuche.

B. Ohne Pfeilsack.
   1. Mit Drüsenschläuchen: *Helicodonta*, *Caracollina*.
   2. Ohne Drüsenschläuche: *Soosia* (= *Helicodonta diodonta*, die Soós untersuchte) und *Trissexodon*.

Bei *Soosia* zeigt die Zwitterdrüse ein Verhalten, wie es bei den Pupiden häufig ist, ihre Acini münden alle einseitig zu Gruppen vereint in den Zwittergang.

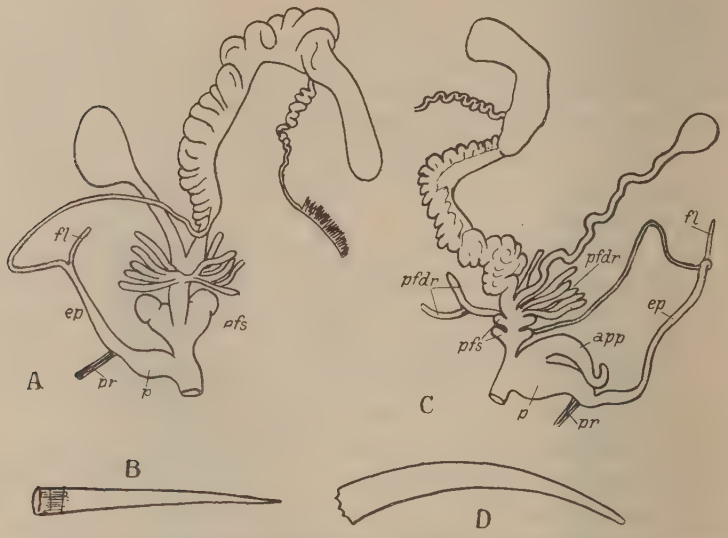
Helicella (*Xerophila*) (Fig. 441).

Über die Helicellinen liegen einige neuere Untersuchungen vor von Sturany & Wagner (2651), Kennard & Woodward (2376) und Polinski (2460). Die Gruppe zeigt gegenüber den in vielem sehr nahestehenden Fruticicolinen einen konstanten Unterschied, der Retraktor des rechten Tentakel verläuft stets frei neben den Sexualorganen. Ein Blasenstieldivertikel fehlt überall.

Die Drüsenschläuche (Glandulae mucosae) scheinen stets paarig angeordnet zu sein und zwei unregelmäßig gespaltene Büschel darzustellen. Die Zahl und Anordnung der Pfeilsäcke ist starkem Wechsel unterworfen, bald einfach, bald doppelt, bald in der Vierzahl vorhanden, und symmetrisch oder asymmetrisch zur Vagina gelagert. Der einfach oder doppelt vorhandene Pfeil ist gerade oder leicht gebogen und rund mit scharfer oder lanzettförmig verbreiterter Spitze, ohne Krone. Ein Flagellum tritt immer auf, ebenso ein Epiphallus.

Die Subgenera *Xeropicta* und *Trochula* weichen insofern mehr ab, als nahe dem Atrium in die Vagina oder in den Penis ein schlauchförmiger Appendix mündet. Da *Xeropicta* wenigstens vier Pfeilsäcke mit zwei,

Fig. 441.



A. *Xerophila obvia*; B. desgl. Liebespfeil; C. *Xeropicta gyroides*; D. *Heliomanes variabilis*. Liebespfeil. — *app* Appendix; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pfdr* Pfeildrüse; *pr* Penisretraktor; *pfs* Pfeilsack. — Nach Sturany & Wagner.

wenn auch kleinen Pfeilen besitzt, kann es sich bei diesem Anhang nicht um einen reduzierten Pfeilapparat handeln. Ob es ein Drüsenorgan ist, bleibt ungewiß; ebenso seine Funktion. Am wahrscheinlichsten ist es aber doch, darin ein Reizorgan zu erblicken.

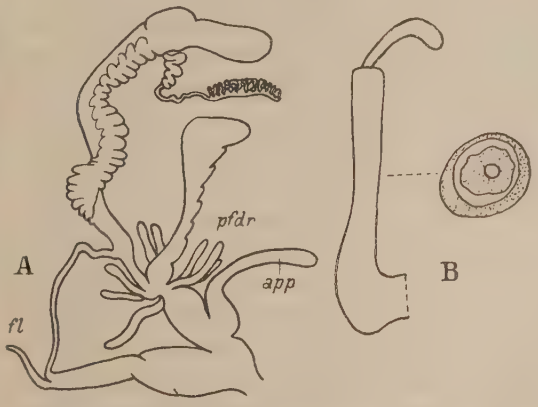
Theba.

Den vorstehenden Gattungen schließt sich ohne Zweifel *Theba* (Fig. 442) eng an. Nach Sturany & Wagner (2651) fehlt ein Blasenstieldivertikel. Die Glandulae mucosae bestehen aus zwei Büscheln verhältnismäßig dicker, unregelmäßig gespaltener Drüsenschläuche. Ein schlauchförmiges Gebilde, das in einen dünnen, oft fadenförmigen Fortsatz ausläuft, ist, wie Frankenbergers histologische Untersuchung (2690, S. 934) zeigt, lediglich ein reduzierter Pfeilsack, der aber, sofern Boycotts Beobachtung (2229) für alle Fälle gilt, nicht funktionslos ist. Er fand das Organ unmittelbar nach der Begattung kürzer, dicker und zum Teil handschuhfingerartig vorgestülpt (Fig. 442 B). Hiernach würde also die Funktion des Pfeilsackes als Reizorgan erhalten geblieben und nur modifiziert sein.

Ein Penisretraktor fehlt, so daß unsicher bleibt, wie weit ein Epiphallus ausgebildet ist. Das Flagellum ist kurz und dünn.

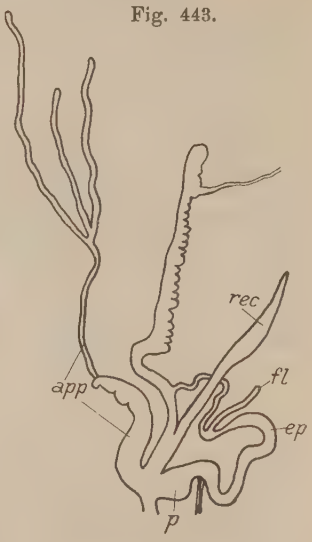
Hesse (2018) will *Theba* bei den Fruticicolinen stehen lassen, obwohl sie dort eine verhältnismäßig isolierte Stellung einnimmt, da der Tentakelretraktor frei neben den Genitalien liegt. Es kommt hier wenig auf eine Entscheidung an; die Art dürfte doch vielleicht besser in Zusammenhang mit den Xerophilinen gebracht werden.

Fig. 442.



Theba carthusiana. A. Genitalapparat; B. Appendix kurz nach der Begattung. — *app* Appendix; *fl* Flagellum; *pfdr* Pfeildrüsenschläuche. A. nach Sturany & Wagner; B. nach Boycott.

Fig. 443.



Monilearia phalerata. *app* Appendix; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *rec* Receptaculum. — Nach Hesse.

Monilearia.

Monilearia wird von Pilsbry als besondere Sektion des Genus *Helicella* angesehen. Hesses Untersuchung (2343) zeigt indessen, daß viel mehr Ähnlichkeit mit *Cochlicella* besteht, weshalb die Formen hier eingereiht werden mögen. Auch nach Frankenberger*) schließt sie sich mehr den Helicellen, speziell *Leucochroa* und *Theba* an. Die Differenzen zwischen allen sind aber nur gering. Der Spermovidukt ist auffallend lang. Das Receptaculum trägt auf langem Stiel, dem jedes Divertikel fehlt, eine schmale, spitz ausgezogene Endblase. In den langen Epiphallus mündet am Anfang ein mäßig langes Flagellum. Der Penis, über dessen inneren Aufbau noch genauere Untersuchungen fehlen, ist kurz und kugelig. Was nun *Monilearia* mit *Cochlicella* nahe zusammenbringt, ist ein Anhangsgebilde am Atrium (Fig. 443), das in einen langen, mehrfach gespaltenen Endschlauch übergeht. Zweifellos handelt es sich auch hier um ein, wenigstens zum Teil, drüsiges Organ, also wohl um das Homologon des Pfeilsackes und dessen Drüsen.

*) Frankenberger, Z., Ein Beitrag zur Morphologie und Systematik des Geschlechtsapparates der Gattung *Leucochroa* Beck. — Bull. Intern. Acad. Sc. Bohème, XXI, 1917 (Lit.-Verz. 2690).

Fig. 444.

Cochlicella barbara. Querschnitt durch den Penis. — *kr* Kalkring; *ps* Penisscheide; *r* Spermatophorenrinne. Nach Rzymowska.

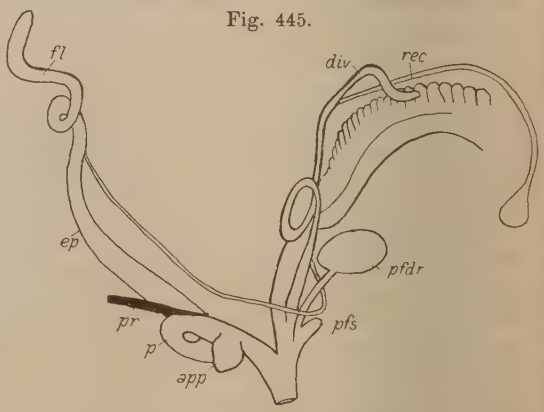
Cochlicella (S. 587).

Die in mancher Hinsicht abweichend gebaute *Helix acuta* oder, wie sie richtiger heißen muß, *Helix* (*Cochlicella*) *barbara* ist erneut von Rzymowska (2473) untersucht worden. Von Geringfügigkeiten abgesehen, werden die von Simroth (S. 587) wiedergegebenen Befunde Moos & Pauldens bestätigt, aber gleichzeitig durch die histologische Untersuchung erweitert. Der längere Fortsatz der unregelmäßig gestalteten Glans zeigt auf seiner Oberfläche eine gefaltete Rinne (Fig. 444), die die Spermatophore vor der Übertragung einschließen soll. Das Kalkgerüst des Penis ist eine Ausscheidung der Außenseite der Glans (Fig. 444 *kr*). Das flagellenartige Anhangsgebilde am Penis wird von einem typischen, hochzylindrischen Drüsenepithel ausgekleidet, doch handelt es sich nicht um Schleimdrüsen. Dieser Umstand macht die Gleichsetzung dieses Drüsenorganes mit der Pfeildrüse noch wahrscheinlicher, jedenfalls möchte ich die Bildung als ein Reizorgan auffassen. Ein Retraktor, wie ihn Simroth nach Moos & Pauldens Abbildung am Blindende des Atrialanhanges anzunehmen geneigt ist, ist nicht vorhanden, vielmehr handelt es sich um eine einfache, seltener mehrfache Gabelung des Drüsenschlauches.

Leucochroa (S. 589).

Die Untersuchungen Frankenbergers (2690, S. 954) bringen einige wichtige Ergänzungen der älteren Angaben (Fig. 445). Der Epiphallus ist sehr lang und trägt am Beginn ein wohlentwickeltes Flagellum. Der Penis ist mit einem etwa herzförmigen Appendix versehen, der aber, wie der histologische Bau erkennen läßt, nur eine Erweiterung des Penis-

Fig. 445.



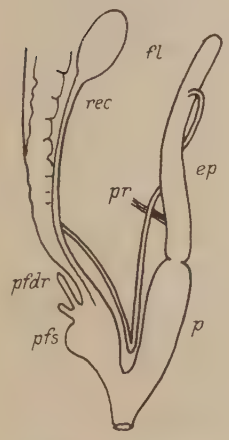
Leucochroa candidissima. — *app* Appendix; *div* Blasenstieldivertikel; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pfdr* Pfeildrüse; *pfs* Pfeilsack; *pr* Penisretraktor; *rec* Receptaculum. — Nach Frankenberger.

lumens ist, und keine drüsige Funktion erkennen läßt. Das Receptaculum hat einen sehr langen Stiel, dem etwa in der Mitte ein kurzes Divertikel ansitzt. In die Vagina mündet nun weiter ein sehr kleines walzenförmiges Gebilde, das sich seiner Struktur nach als rudimentärer Pfeilsack darstellt. Kurz vor seiner Mündung nimmt es eine eiförmige, gestielte Drüse auf. Das scheinbar erweiterte Endstück ist eine aufgeknäuelte tubulöse Drüse.

Ochthephila.

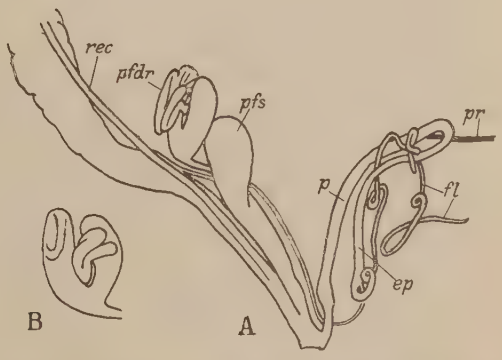
Am weitesten scheint die Reduktion des Pfeilapparates bei *Ochthephila* nach Watson*) zu gehen. In die Vagina münden drei kurze Drüsenschläuche neben einer halbkugeligen Anschwellung, wohl dem Rest des Pfeilsackes (Fig. 446). Der Verlust des Reizorganes wird

Fig. 446.



Ochthephila turricula. Abkürzungen wie in Fig. 445. — Nach Watson.

Fig. 447.



Epiphragmophora (*Helminthoglypta*) *callistoderma*: B. Pfeildrüsen. — Abkürzungen wie in Fig. 445. Nach Pilsbry.

in keiner Weise durch das Auftreten eines Appendix in der Atrialgegend ausgeglichen. Ein kräftiger Epiphallus mit kurzem Flagellum ist wie bei den übrigen vorhanden.

Epiphragmophora (S. 592).

Pilsbry (2455) untersuchte erneut eine Art, die zur Gruppe *Helminthoglypta* gehört. Er fand neben dem langen, keuligen Pfeilsack einen gegen das Ende zu gespaltenen Drüsenschlauch, wie er nach Simroth (S. 592) für die Gruppe typisch ist (Fig. 447). Das Flagellum ist auffallend lang.

*) Watson, H., The anatomy and general affinities of *Ochthephila* (= *Geomitra*) *turricula*. — Proc. Mal. Soc. London, XV, 1922/23 (Lit.-Verz. 2672).

Fruticicolinae (*Hygromiinae*) (S. 594) (Fig. 448).

Neben kleineren Mitteilungen von Watson*) und Frankenberger**) haben vor allem Wagner (2532) und Hesse (2018) über diese Gruppe berichtet. Als typisches Unterscheidungsmerkmal den Xerophilinen gegenüber gilt, daß der Tentakelretraktor stets zwischen Penis und Vagina ver-

Fig. 448.

A. *Fruticicola erjaveci*; B. desgl. Liebespfeil; C. *Semifruticicola serbica*; D. desgl. Liebespfeil; E. *Monacha incarnata*; F. desgl. Liebespfeil; G. *Hygromia cinctella*; H. desgl. Liebespfeil; I. *Euomphalia strigella*. — *app* Appendix; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pfdr* Pfeildrüse; *pfs* Pfeilsack; *rec* Receptaculum. Nach Wagner.

läuft. Die zahlreichen Büschel der Zwitterdrüse münden einreihig in den Zwittergang, der am unteren Ende ein undeutliches Divertikel aufweist. Ein Blasenstieldivertikel fehlt stets. Die Zahl der Pfeilsäcke schwankt:

4 Pfeilsäcke, von denen aber nur die beiden äußersten mit glatten, kurzen Pfeilen versehen sind, ***Fruticicola***.

---

*) Watson, H., Notes on *Hygromia limbata*. — Proc. Mal. Soc. London, XIII, 1919 (Lit.-Verz. 2696).

**) Frankenberger, Z., Über einige kaukasische Heliciden. — Arch. Nat. Gesch. LXXXIII, 1917 (Lit.-Verz. 2697).

2 Pfeilsäcke, symmetrisch und mit zwei leicht gekrümmten Pfeilen, *Semifruticicola.*

2 Pfeilsäcke, asymmetrisch und mit zwei Pfeilen, *Pyrenaearia.*

2 Pfeilsäcke, davon nur einer mit glattem oder gewundenem, kleinem Pfeil, *Fruticocampylaea* und *Hygromia*; doch hat letztere nach Wagner zwei Pfeile.

1 Pfeilsack, der mit großem bisweilen gewundenem, glattem oder mit Leisten besetzten Pfeil versehen ist, *Monacha.*

Allen diesen Gattungen kommen einfache Glandulae mucosae zu, meist acht Stück und wirtelständig angeordnet. Die in der bisherigen Reihe deutlich zum Ausdruck kommende Reduktion des Pfeilapparates geht weiter bei *Euomphalia,* wo nur noch zwei schlauchförmige Gebilde vorhanden sind, über denen vier, tief dreispaltige Drüsenschläuche stehen. *Circassina* hat nur noch die Glandulae mucosae, während sowohl Pfeilsack wie Appendicula fehlen. Die Reihe beschließen dann *Metafruticicola* und *Ciliella,* bei denen auch noch die Drüsenschläuche in Wegfall gekommen sind.

Die übrigen Verhältnisse liegen dann wieder ziemlich einheitlich. Der spindel- oder keulenförmige Penis ist meist nur undeutlich vom Epiphallus zu trennen. Letzterer hat am oberen Ende stets ein Flagellum, bald klein und fast rudimentär, bald verhältnismäßig lang.

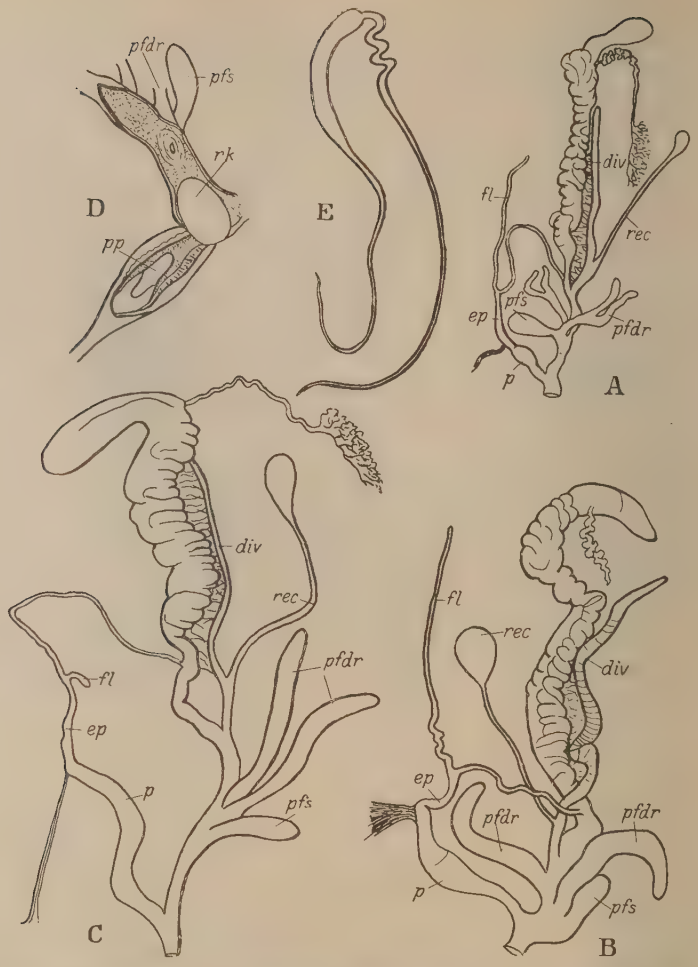
Ob man *Theba* hier, oder wie ich fast für richtiger halte, den Xerophilinen anreihen soll, bleibt strittig. Sicher aber ist jetzt, daß *Fruticocampylaea* hierher gehört und nicht zu den *Helicigona*, wo sie Simroth (S. 595) noch stehen hat.

Alle die übrigen Gruppen (S. 594).

Campylaeinae—Murellinae—Helicinae.

Für die *Campylaeinae* (Fig. 449) ist besonders die Bearbeitung von Sturany & Wagner (2651) zu nennen. Nach ihnen gehören hierher *Campylaea* (mit Subgenera *Dinacria, Cattania* und *Liburnica*). *Helicigona* (mit *Chilotrema, Drobacia, Campylaeopsis, Arianta, Thiessea, Cingulifera*), *Cylindrus, Isogonostoma* und *Vidovicia.* Sie sind durch einige Merkmale gegenüber den beiden anderen Gruppen charakterisiert, die wohl eine schärfere Trennung rechtfertigen. Der Retraktor verläuft stets zwischen Penis und Vagina. Der Penis ist meist keulig. Der Epiphallus trägt am oberen Ende ein langes, dünnes Flagellum, das nur bei *Isogonostoma* und *Thiessea* kurz ist, und geht bei *Arianta arbustorum* unter Bildung einer Papille in den Penis über. Es ist zu vermuten, daß auch die übrigen Arten eine solche durchbohrte Penispapille aufweisen. Das Blasenstieldivertikel ist sehr lang und dick und durch eine gefäßreiche Membran an den Spermoviduct befestigt. Die Glandulae mucosae sind stets in der Zweizahl vorhanden und auffallend groß, wurmförmig, seltener (*Campylaea*) gabelig gespalten. Der Pfeilsack ist stets vorhanden und immer einfach; der Pfeil lanzettförmig ohne Leisten und abgesetzte Krone. Ob ein Reiz-

Fig. 449.



A. *Campylaea lefeburiana*; B. *Helicigona möllendorffi*; C. *Isogonostoma holoserica*; D. *Arianta arbustorum*; E. desgl. Spermatophore. — *div* Blasenstieldivertikel; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pfdr* Pfeildrüsen; *pfs* Pfeilsack; *rec* Receptaculum. A—C nach Sturany & Wagner; D, E. nach Hofmann.

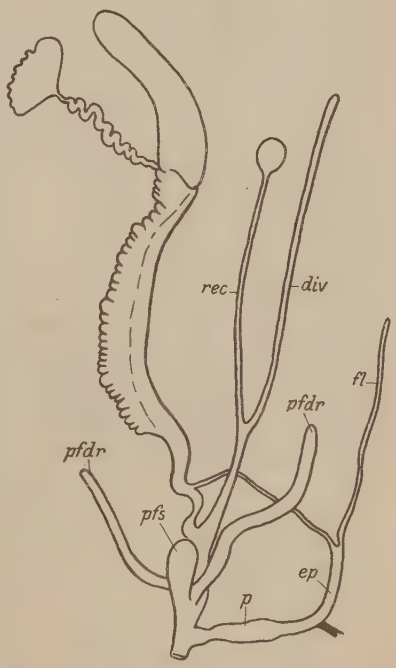
körper im Atrium, wie er am genauesten von Hofmann (2106) für *Arianta* beschrieben wurde, überall auftritt, bleibt noch ungewiß. Die Spermatophore stellt einen genauen Ausguß der für ihre Bildung in Betracht kommenden Abschnitte dar (Fig. 449 E).

Die *Murellinae* (*Murella, Opica, Marmorana, Tyrrheniberus*) hat Hesse in der Iconographie behandelt. Sie nehmen zwischen den Campylaeinen und Helicinen eine Übergangsstellung ein (Fig. 450). So ist das Blasenstieldivertikel dünn und länger als der Blasenstiel selbst, die Drüsen-

schläuche meist noch in der Zweizahl, der Pfeil ohne abgesetzte Krone aber bereits mit Leisten versehen und zum Teil gebogen (Fig. 200, S. 504). Besonders letzterer Umstand veranlaßte Hesse, die Murellinen von den Helicinen einerseits und den Campylaeinen andererseits zu trennen.

Für die *Helicinae* [*Pentataenia*] (*Euparypha*, *Massylaea*, *Atlasica*, *Iberellus*, *Allognathus*, *Iberus*, *Rossmaessleria*, *Eobania*, *Archhelix*, *Pseudotachea*, *Cepaea*, *Macularia*, *Maurohelix*, *Tacheocampylaea*, *Condringtonia*, *Isaurica*, *Levantina*, *Tacheopsis*, *Caucasotachea*, *Helix*, *Eremina* s. *Eremophila*, *Hemicycla*) ist wieder Hesses Bearbeitung in der Iconographie maßgebend. Nirgends sind neue morphologische Elemente aufgetreten (Fig. 451). Das Blasenstieldivertikel ist in seiner Ausbildung wechselnd, bald auffallend lang (z. B. *Levantina*), bald kurz (z. B. *Cepaea*), bald sehr rudimentär (*Helix cincta*). Die Glandulae mucosae stellen zwei Büschel zum Teil gabelästiger Schläuche dar, wohl das beste Merkmal der Gruppe. Aus diesem Grunde ist auch *Tacheocampylaea*, die von Simroth (S. 595) noch zu den Campylaeinen gestellt wird, hier einzuordnen, obgleich sie sich in manchem den Murellinen enger anschließt.

Fig. 450.



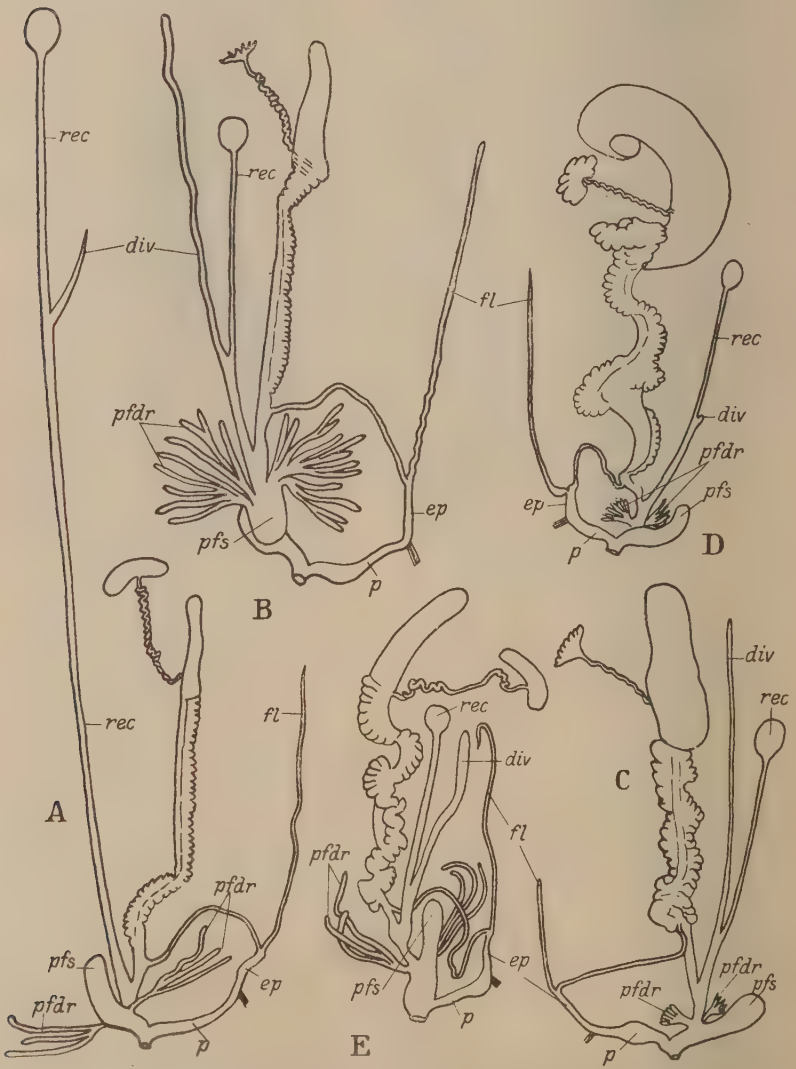
Murella muralis. — Abkürzungen wie in Fig. 449. — Nach Hesse.

Für *Hemicycla* ist nach Hesse (2354) das merkwürdige wurstförmige, an der Spitze hakenförmig gekrümmte Flagellum und die zu außergewöhnlicher Länge entwickelte Eiweißdrüse charakteristisch.

Die Histologie ist fast ausschließlich von *Helix pomatia* bekannt (Berg 2201, Lubecki 2418, Krahelska 2389, Young 2345, Meisenheimer 2026); dazu kommen noch Angaben über *Helix aspersa* (Matthes 2423) und *Arianta arbustorum* (Hofmann 2106). Die Zwitterdrüse, die stets in die „Leberlappen" eingebettet liegt, setzt sich aus zahlreichen, schlauchförmigen Acini zusammen, die allseitig in den Zwittergang münden. Am unteren Ende desselben, zum Teil von den Lappen der Eiweißdrüse verdeckt, liegt wohl bei allen Arten ein kleines Divertikel, das meist als Vesicula seminalis bezeichnet wird, aber seit Meisenheimers genaueren Untersuchungen (885) sicher als Befruchtungstasche gelten muß. Es wird, wie der Zwittergang, von flimmerndem Epithel

ausgekleidet. Am Übergang des Zwitterganges in den Spermoviduk mündet die Eiweißdrüse ein, eine zusammengesetzte tubulöse Drüse. Die Sekretion geht von großen prismatischen Zellen aus, die die einzelnen Acini auskleiden. Die ausführenden Kanäle besitzen ein flaches Epithel, das nach Krahelska ein centrotubulöses Syncytium darstellt. Der

Fig. 451.



A. *Cepaea nemoralis*; B. *Levantina crassa*; C. *Helix* (*Cryptomphallus*) *mazzulli*; D. *Helix cincta*; E. *Tacheocampylaea raspaili*. — *div* Blasenstieldivertikel; *ep* Epiphallus; *fl* Flagellum; *p* Penis; *pfdr* Pfeildrüsen; *pfs* Pfeilsack; *rec* Receptaculum. Nach Hesse.

Spermovidukt läßt nur eine Ei- und eine Samenrinne erkennen; eine dritte Rinne, wie sie bei Pupiden ganz allgemein aufzutreten scheint, fehlt. Die Eirinne wird von einem flachen Flimmerepithel ausgekleidet, unter dem ein dicker Drüsenmantel liegt. Die Samenrinne zeigt ein wesentlich höheres Flimmerepithel, das von zahlreichen Ausführgängen der acidophil sezernierenden Samenleiterdrüse oder Prostata durchsetzt wird. Das Receptaculum besitzt wie sein Stiel ein hohes Zylinderepithel, das besonders im Endbläschen drüsig differenziert ist. Ganz ähnlich ist das Divertikel gebaut, nur überwiegen bei ihm subepitheliale Elemente, die Hofmann, wohl mit Recht, als Drüsen anspricht. Der Pfeilsack ist in seinem Inneren von einem hohen, oft gefalteten Wimperepithel ausgekleidet. Am Grunde erhebt sich eine Papille, in der außer einem homogenen, gallertartigen Gewebe ein Drüsenkomplex liegt. Das Lumen der Glandulae mucosae begrenzt ein hochzylindrisches Drüsenepithel, dem nach außen bei *Arianta* eine dicke Muskelschicht, bei *Helix pomatia* nach Berg aber nur eine dünne, bindegewebige Schicht mit eingestreuten Muskelfasern und Ganglienzellen folgt. Das Vas deferens zeigt ein typisches Flimmerepithel, das im Epiphallus von Drüsen fast ganz verdrängt ist und im eigentlichen Penis einem einfachen Zylinderepithel weicht. Letzteres ist in den vorderen Abschnitten, die bei der Begattung vorgestülpt werden, mit einer starken Kutikula versehen. Das Flagellum wird von einem Drüsenepithel und äußerer Ringmuskulatur gebildet. In sein Lumen springt bei *Helix pomatia* und *Arianta arbustorum* eine am oberen Ende etwas gebogene Leiste vor. Der Reizkörper von *Arianta* zeigt deutlich zwei Zonen, eine lockere Randzone aus bindegewebigem Maschenwerk, das ein System großer und kleiner Lückenräume umschließt, und eine Zentralzone mit Leydigschen Zellen, die mit Kalk erfüllt sind.

Fig. 452.

Paryphanta compacta.
Nach Davies.

Die Begattung (S. 597).

Die Begattung der *Arianta arbustorum* hat Hofmann (210) genau untersucht. Sie geht prinzipiell in gleicher Weise vor sich wie bei *Helix pomatia.* Einleitendes Liebesspiel, Tätigkeit des Liebespfeils, sowie der Glandulae mucosae und Begattungsversuche sind in ähnlicher Weise zu verfolgen. Die Reizkörper treten während des Liebesspiels und bei den Begattungsversuchen in Tätigkeit. Sie werden als erstes vorgestülpt und erhöhen durch gegenseitige Berührung die sexuelle Erregung, die im Ausstoßen der Liebespfeile ihren ersten Höhepunkt erreicht.

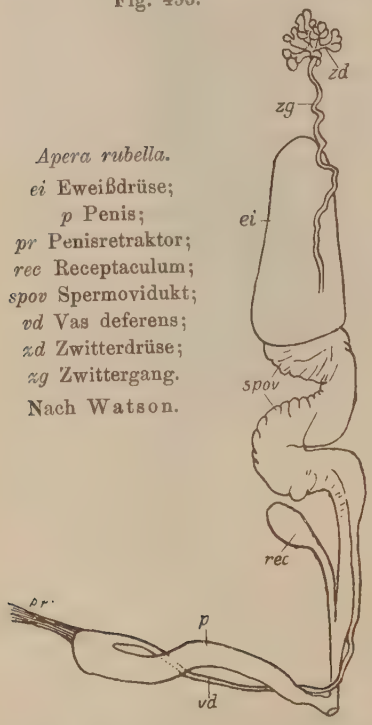
Hierauf treten die Reizkörper erneut und intensiver in Tätigkeit, bis sie schließlich den gleichzeitigen Eintritt des höchsten sexuellen Affekts auslösen, die Erektion des Penis. Die Spermatophore gelangt in das Blasenstieldivertikel wo sie aufgelöst wird. Erst dann wandern die Spermatozoen in die Endblase des Receptaculums.

9. Die Raublungenschnecken (S. 602).

Raublungenschnecken mit *Helix*artiger Schale (609).

Davies (2270) untersuchte *Paryphanta atramentaria* und *compacta*. Bei beiden ist der Genitalapparat fast übereinstimmend, unterscheidet sich aber hinsichtlich des Receptaculums von *P. hochstetteri*. Während bei letzterer nach Beutler (S. 609) das Receptaculum nur eine kaum abgesetzte, muskulöse Tasche ist, haben wir bei ersteren ein lang gestieltes, kugeliges Bläschen (Fig. 452), das, ähnlich wie bei *Natalina*, unter dem Herzen liegt. Alles andere stimmt mit den früheren Angaben überein.

Fig. 453.



Apera rubella.
ei Eiweißdrüse;
p Penis;
pr Penisretraktor;
rec Receptaculum;
spov Spermovidukt;
vd Vas deferens;
zd Zwitterdrüse;
zg Zwittergang.
Nach Watson.

Apera (S. 611).

Die ausgezeichneten Untersuchungen Watsons (2535) haben viel Klarheit geschaffen und besonders auch die früheren Angaben über *A. burnupi* (= *natalensis*) richtiggestellt (Fig. 453). Zwitterdrüse, Zwittergang, Eiweißdrüse und Spermovidukt bieten keine Besonderheiten. Der freie Ovidukt besitzt keinerlei Anhangsorgane, von einem kurz (bei *A. parva* sehr kurz) gestielten Receptaculum abgesehen, dessen Stiel bei *A. sexangula*, *burnupi* und *dimidia* mehr oder weniger angeschwollen, bei letzterer außerdem noch durch Muskeln an der Körperwand befestigt ist. Das Vas deferens, das nie den Ovidukt an Weite übertrifft, mündet terminal in den langgestreckten, zylindrischen Penis. Ein Epiphallus ist nach außen hin nur bei einzelnen Arten (*A. gibbonsi*, *dimidia* und *sexangula*) schwach sichtbar. Bei *A. sexangula* findet sich auch noch ein sehr kleines Flagellum.

Eine Penispapille fehlt. Die Innenwand der Rute ist mit zahlreichen schmalen Papillen besetzt, die im Epiphallus mehr fadenförmig und in etwa 14 Längsreihen geordnet sind. Ein Penisretraktor ist überall vorhanden; er entspringt von der dorsalen Körperwand, fast median.

Literatur (Nachträge).

Das Simrothsche Literaturverzeichnis findet sich S. 16—83, ein unnumerierter Nachtrag dazu S. 642—644 und Hoffmanns erste Ergänzung S. 753—783. Die bei der weiteren Bearbeitung angeführten Literaturverweise sollen hier nochmals zusammengestellt werden; die genauen Titel sind auf den jeweils angeführten Seiten der Hoffmannschen Teile der Bearbeitung nachzuschlagen.

Lit.-Verz.-Nr. 2672. **Watson, H.,** *Ochthephila*; s. S. 843.
„ „ „ 2673. **Richter, K.,** *Cerion glans*; s. S. 854.
„ „ „ 2674. **Naef, A.,** Torsion und Asymmetrie der Gastropoden; s. S. 857.
„ „ „ 2675. **Rohde, E.,** Ganglienzellkern und Neuroglia; s. S. 860.
„ „ „ 2676. **Pflücke, M.,** Nervenzellen bei Wirbellosen; s. S. 861.
„ „ „ 2677. **Popoff, M.,** Binnennetz der Ganglienzellen; s. S. 863.
„ „ „ 2678. **Weigl, R.,** Golgi-Kopschscher Apparat; s. S. 864.
„ „ „ 2679. **Sollas, J.,** Radula, Chemical composition; s. S. 876.
„ „ „ 2680. **Heidermanns, C.,** Muskelmagen der Süßwasserlungenschnecken; s. S. 878.
„ „ „ 2681. **Krijgsman, B. J.,** Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia*; s. S. 881.
„ „ „ 2682. **Peczanik, O.,** Eiweißverdauung bei *Lymnaea*; s. S. 887.
„ „ „ 2683. **Holmgrén, E.,** Trophospongien bei *Helix-pomatia*; s. S. 888.
„ „ „ 2684. **Mermod, G.,** Appareil pulsateur chez *Hyalina*; s. S. 904.
„ „ „ 2685. **Simroth, H.,** Nacktschnecken vom Malayischen Archipel; s. S. 915.
„ „ „ 2686. **Watson, H.,** *Helicarion*; s. S. 919.
„ „ „ 2687. **Pilsbry, H. A.,** Land Mollusks of the Belgian Congo; s. S. 920.
„ „ „ 2688. **Godwin-Austen, H. H. A.,** South-African Land-Mollusca. *Zonitidae*; s. S. 921.
„ „ „ 2689. **Saint-Simons, A. de,** Espèces du midi de la France; s. S. 928.
„ „ „ 2690. **Frankenberger, Z.,** *Leucochroa*; s. S. 933.
„ „ „ 2691. **Richter, K.,** Anatomie von *Cerion*; s. S. 939.
„ „ „ 2692. **Steenberg, C. M.,** *Acanthinula* et *Vallonia*; s. S. 939.
„ „ „ 2693. **Hesse, P.,** *Pyramidula rupestris*; s. S. 939.
„ „ „ 2694. **Watson, H.,** *Pyramidula, Padulastra, Acanthinula* and *Vallonia*; s. S. 940.
„ „ „ 2695. **Hesse, P.,** *Helicodontinae*; s. S. 950.
„ „ „ 2696. **Watson, H.,** *Hygromia*; s. S. 956.
„ „ „ 2697. **Frankenberger, Z.,** Kaukasische Heliciden; s. S. 956.

Physiologie.

(In dem früheren Plan dieses Werkes war für die Physiologie kein besonderes Kapitel vorgesehen. Die jeweiligen Resultate wurden bei der Darstellung der Organe angefügt. Im Interesse der Einheitlichkeit halte ich es aber für notwendig, die bereits von Simroth gemachten Angaben hier gegebenenfalls im Zusammenhang zu wiederholen, auch wenn sie nicht durch neuere Untersuchungen überholt sein sollten. Stets aber wird der anatomische Bau der einzelnen Organe als bekannt vorausgesetzt. Aus Zweckmäßigkeitsgründen wähle ich bei der Darstellung die gleiche Disposition des Stoffes wie in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, weil so zu Vergleichszwecken ein rascheres Auffinden der entsprechenden, jeweils die gesamte Tierreihe behandelnden Abschnitte möglich ist.)

A. Physiologie der Körpersäfte.

I. Das Cytoplasma und die Körpersäfte.

1. Das Wasser und die festen Stoffe im lebenden Organismus.

Wie bei allen lebenden Organismen bildet auch speziell bei den Pulmonaten das Wasser weitaus den größten Teil des Gesamtgewichtes. Die folgenden Analysenresultate mögen dieses für einige Arten zeigen:

Tier	100 Teile des Tieres enthalten:			Autor
	Wasser	organische Substanz	anorganische Substanz	
Limax maximus	82,066	16,409	1,525	Bezold*)
Arion empiricorum	86,839	10,087	3,074	„
Helix pomatia	84,31—88,59	—	—	Voit**)
„ „	80,50	18,17	1,33	Balland***)
„ „	82,14	15,85	2,01	Slowtzoff†)
„ „	84,42	—	—	Meyer (2431)
Lymnaea stagnalis	90,63	—	—	„
Planorbis corneus	88,28	—	—	„

*) Bezold, A., Untersuchung über die Verteilung von Wasser, organischer Materie und anorganischen Verbindungen im Tierreiche. — Zeitschr. wiss. Zool., VIII, 1857 (Lit.-Verz. 2698).

**) Voit, E., Über den wechselnden Wassergehalt bei Schnecken. — S. B. Ges. Morph. Physiol. München, VII, 1892 (Lit.-Verz. 2699).

***) Balland, M., Sur la composition des poissons, des crustacés et des mollusques — C. R. Acad. Paris, CXXVI, 1898 (Lit.-Verz. 2700).

†) Slowtzoff, B., Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Hungerstoffwechsels. 2. Der Hungerstoffwechsel der Weinbergsschnecke. — Beitr. Chem. Physiol. Path., IV, 1904 (Lit.-Verz. 2701).

Genaueren Aufschluß über die Zusammensetzung der organischen und anorganischen Substanz finden wir in folgenden Analysen: Slowtzoff bestimmte von 10 *Helix pomatia* die Zusammensetzung:

Wasser	109,41 g	Organische Substanz	21,11 g
Trockensubstanz	23,79 „	Ätherextrakt (Fett, Lecithin usw.)	1,21 „
Gesamt-Asche	2,68 „	Alkoholextrakt	0,61 „
wasserlösliche Asche	1,51 „	Wasserextrakt	3,44 „
wasserunlösliche Asche	1,17 „	Kohlehydrate	0,83 „
Pentosen	0,23 „	Eiweiß	15,02 „

Den Gesamtstickstoff gibt er mit 2,121 (davon 1,644 Eiweißstickstoff) und die Gesamtmenge P_2O_5 mit 0,611 g (davon 0,353 g P_2O_5 der Eiweißkörper) für 10 Tiere an. Hesse (2351) erhielt für *Helix pomatia* mit Schale:

100 g Lebendgewicht enthält	31,65 g Trockensubstanz
100 g Trockensubstanz enthält	41,03 g organische Bestandteile 58,97 g Asche 64,49 g Eiweiß
100 g organische Trockensubstanz enthält	33,95 g Kohlehydrat 1,56 g Fett

Nach Meyer (2431) ergibt sich folgende Zusammensetzung, berechnet auf SiO_2-freie Trockensubstanz in %:

Tier	*N*	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Asche	Fe_2O_3	*CaO*	P_2O_5	*Cl*
Lymnaea stagnalis	10,58	67,82	5,39	13,86	11,14	0,48	3,46	2,29	1,03
Planorbis corneus	12,05	77,22	3,37	6,72	11,98	0,35	5,54	1,66	0,91
Helix pomatia	8,24	52,83	4,14	24,49	16,11	0,14	8,40	1,77	0,70

Eine Analyse der Leibessubstanz von *Limax* (ohne Schale) gibt endlich Braconnot*):

Kaliumchlorid + Natriumchlorid	0,18 %	Magnesia	0,23 %
Kaliumkarbonat	0,02 %	Eisenphosphat	0,05 %
Kaliumsulfat	0,11 %	Manganoxyd	0,01 %
Calciumkarbonat	2,64 %	Silicium	0,01 %
Calciumphosphat	2,67 %		

Die Bestandteile des Cytoplasmas der Pulmonaten sind also:

O, *H*, *C*, *N*, die als Elemente des Zellplasmas selbstverständlich vorhanden sein müssen;

S der am Aufbau der Eiweißkörper beteiligt ist und bei Veraschung als Sulfat auftritt;

P zum Teil wohl organisch gebunden in Nukleïnen, Lecithinen usw., häufiger aber, wenigstens bei Schnecken, als phosphorsaures Salz;

Cl, *Na*, *K*, *Mg* als Salze nur in kleinen Mengen;

Fe sowohl im Blut als auch besonders in der Mitteldarmdrüse (s. dort, S. 972);

*) Braconnot, H., Analyse des Limaces. — Ann. Chim. Phys., (2) VI, 1896 (Lit.-Verz. 2702).

Si wird meist nur in Spuren gefunden, von denen nicht einmal sicher ist, ob sie nicht von Verunreinigungen herrühren;

Mn nach Bertrand & Agulhon (2202) u. a. im Körper von *Helix*, nach Levy (873) speziell in der Mitteldarmdrüse;

Cu fast ausschließlich in Gestalt des Hämocyanins im Blut; Dubois*) fand im Körper von *Helix pomatia* auf 100 g frische Substanz 6,11 mg (auf Trockensubstanz 7,64 mg) *Cu*. Über den Gehalt des Blutes an *Cu* s. unten S. 970.

2. Zellsäfte.

Über die Gewebesäfte aus Pulmonaten wissen wir fast nichts. Die einzige Angabe, die ich finden konnte, macht Frédéricq (2314). Er bestimmte die Gefrierpunktserniedrigung und fand am zerstückelten Körper von *Lymnaea stagnalis* $\Delta = 0{,}22$ bis $0{,}23^0$. Die molekulare Konzentration der Gewebe ist also sehr gering.

II. Die zirkulierende Flüssigkeit.

1. Das Blut.

Das Blut der Pulmonaten ist, wie bei den Mollusken allgemein, eine mit geformten Elementen versehene Flüssigkeit, die mehr oder weniger reich an Proteïnsubstanzen, anderen organischen Stoffen und Salzen ist. Da die „Blutkörperchen" nur als Leukocyten oder Amöbocyten auftreten, darf man, genau genommen, nur von Hämolymphe sprechen. Wenn wir im folgenden trotzdem den gebräuchlicheren Namen „Blut" anwenden, so müssen wir uns stets dieses wesentlichen Unterschiedes gegenüber Vertebratenblut bewußt sein.

a) Die geformten Elemente (Leukocyten oder Amöbocyten).

Die Amöbocyten sind die einzigen geformten Elemente des Pulmonatenblutes. Die kleinen, 12—15 $\mu\mu$ messenden, kernhaltigen Zellen sind einer lebhaften amöboiden Bewegung fähig. Leydig (874) beschrieb zuerst genauer, allerdings von dem Prosobranchier *Paludina vivipara*, unregelmäßig verzweigte Formen der Blutkörperchen. Semper (993) bestätigt zwar diese Angaben, vertritt aber die Meinung, daß die Pseudopodien erst bei Kontakt mit der Luft gebildet würden und die Zellen im normalen Zustand pseudopodienfrei und stets rund seien. Die späteren Untersucher Flemming, Apathy, Cattaneo, Cuénot, Griesebach, Knoll u. a, deren Angaben sich allerdings zum Teil auf Lamellibranchier beziehen, kommen dann zu einem vermittelnden Ergebnis, wie es zuletzt auch von Nold (2442a) für *Helix*-Blut gefunden wurde. Nach ihm sind die Blutkörperchen gegen Druck und starke Erschütterung ziemlich empfindlich und ziehen rasch ihre Pseudopodien ein. Die gleiche Wirkung erzielen giftige Stoffe, die einer Blutprobe zugesetzt wurden. Nold nimmt auf Grund dieser Beobachtung an, daß die Leukocyten im relativ rasch kreisenden Blutstrom keine Pseudopodien ausstrecken, daß dies aber bei

*) Dubois, R., Sur le cuivre normal dans la série animale. — C. R. Soc. Biol. Paris, LII, 1900 (Lit.-Verz. 2703).

verlangsamter Bewegung in den Lakunen oder bei Eintritt in die Gewebe geschehe.

Die Beobachtung Kollmanns (2383), daß die Leukocyten, die zunächst alle gleich zu sein scheinen, verschiedene Stadien der Ausbildung erkennen lassen, wurde von Nold bestätigt und zum Teil ergänzt (vgl. S. 907/908). Im Plasma der Zellen finden sich sehr häufig lichtbrechende Granula, die von Cuénot (2259) und Cattaneo*) als Fermentgranula, von Kollmann eher als Exkretkörnchen angesehen werden, während sie Nold für Bildungsprodukte des Kernes hält. Keine der geäußerten Ansichten kann zur Zeit als die wahrscheinlichste gelten. Neben diesen Einschlüssen sollen nach Cuénot auch noch Reservestoffgranula, als Fett oder Eiweiß, auftreten.

Die Funktion der Amöbocyten ist im wesentlichen die gleiche wie bei allen anderen Tieren. Als solche sind zu nennen:

α) Funktion der Phagocytose;

β) Funktion der Exkretion;

γ) Funktion der Assimilation. Nach Cuénot erzeugen die Amöbocyten die Proteïne des Blutes auf Kosten der vom Darm resorbierten Peptone. An diesem Aufbau sollen die lichtbrechenden Granula beteiligt sein, die deshalb Bestandteile eines albuminogenen Fermentes darstellen würden. Da weder für die proteïnbildende Tätigkeit der Leukocyten noch für die Fermentnatur der Granula sichere Beweise zu erbringen sind, bleibt diese Annahme noch sehr hypothetisch;

δ) Funktion der Speicherung, die wieder von Cuénot angenommen wird, nach dem die Amöbocyten Reservematerial, Fettstoffe und Eiweißsubstanzen speichern können, Stoffe, die sie zu den Geweben transportieren würden.

b) Gerinnung.

Von den älteren Autoren (Leydig [874], Semper [993], u. a.), aber auch von neueren (Apathy, Kobert u. a.; von diesen allerdings bei anderen Mollusken) wurde angenommen, daß das Blut der Pulmonaten an der Luft gerinne. Die Menge des Fibrins, das sich dabei bilde, sei aber sehr klein. Tatsächlich tritt bald nach der Entnahme des Blutes aus dem Körper die Bildung von Granula ein, die, zuerst klein, sich bald vergrößern und wie die Flocken eines Präzipitates zu Boden sinken. Das Blut bleibt aber im großen ganzen unbegrenzt flüssig. Eine genauere Prüfung dieses Niederschlages zeigt jedoch, daß es sich um Leukocyten handelt, die durch zahlreiche stachelartige, verzweigte Fortsätze ihrer Oberfläche miteinander verfilzt und verklebt sind. Nie finden sich Fibrinfäden, und es ist von verschiedenen Forschern übereinstimmend fest-

*) Cattaneo, G., Sulla morfologia delle cellule ameboidi dei molluschi e artropodi. — Boll. Scient., XI, 1889 (Lit.-Verz. 2704).

gestellt worden (Camus [723], Couvreur [745], Cuénot [2259]), daß keine Spur von Fibrinogen vorhanden ist, und nach Nold fehlen auch die Konstituenten des Thrombins. Das Blut der Pulmonaten ist also, ebenso wie das der Mollusken allgemein, nicht gerinnbar. Unter Plasma oder Serum des Pulmonatenblutes ist also nur Blut ohne geformte Elemente zu verstehen, da andere Unterschiede nicht existieren.

Cuénot (2259) sucht das Fehlen des Fibrinogens zu erklären und nimmt an, daß die Mollusken, deren Leibeswand weich und kontraktil ist, durch Muskelkontraktionen eine eventuelle Hämorrhagie unterdrücken könnten, auch ohne ein Hämostatikum wie das Fibrinogen. Es muß natürlich dahingestellt bleiben, ob man eine solche Erklärung mit Recht anwenden kann.

c) Proteïnsubstanzen.

Das Blut der Pulmonaten ist relativ reich an Proteïnen, die auf den Typus der Globuline zurückzuführen sind. Das wichtigste von ihnen ist ein blau gefärbtes Proteïn, das durch den Gehalt seines Moleküls an Kupfer ausgezeichnet ist, das Hämocyanin. Hinsichtlich seiner respiratorischen Fähigkeit ist es dem Hämoglobin gleichzusetzen. Nur bei *Planorbis* finden wir an Stelle des Hämocyanins echtes Hämoglobin, das aber hier nicht an besondere Blutkörperchen gebunden ist, sondern im Plasma gelöst auftritt.

α) Das Hämocyanin.

Schon Swammerdam (Biblia naturae I.) schrieb im 17. Jahrhundert, daß das Blut der *Helices* bläulich sei, und ähnliches beobachteten dann später Erman*), Carus u. a. Die ersten genaueren Angaben macht aber Harless (2341). Er beobachtete, daß die blaue Färbung des Blutes von *Helix pomatia* in sauerstoffreicher Atmosphäre intensiver wird, während bei Anwesenheit von Kohlensäure Entfärbung eintritt. Eine Elementaranalyse, die Harless als erster unternahm, ergab, daß 2,23 g *Helix*-Blut 0,155 g in Wasser unlösliche Stoffe enthalten, in denen 0,005 g Kupfer (= 3,23 % *Cu*) vorhanden waren. Seitdem haben sich zahlreiche Forscher mit diesen Fragen beschäftigt. Die Bildung von Hämocyaninkristallen ist erst in neuerer Zeit Dhéré**) und Dhéré u. Burdel (2279) gelungen, nachdem sie das Blut bei niederer Temperatur dialysiert hatten. So entstanden Kristalle in Form von Sternen mit sechs Strahlen oder Oktaëdern, die im polarisierten Licht Doppelbrechung aufwiesen. Sie sind in reinem Wasser unlöslich, gehen aber bei Gegenwart von Spuren von Elektrolyten (besonders alkalischen) in Lösung. Entgegen vielfach geäußerten Meinungen,

*) Erman, Wahrnehmungen über das Blut der Mollusken. — Abhdlg. K. Akad. Wiss. Berlin f. 1816—1817, 1819 (Lit.-Verz. 2705).

**) a) Dhéré, Ch., Sur la préparation et sur quelques propriétés de l'oxyhémocyanine d'escargot. — C. R. Acad. Paris, CXLVI, 1908 (Lit.-Verz. 2706).

b) Dhéré, Ch., Sur quelques propriétés de l'oxyhémocyanine cristallisée. — C. R. Soc. Biol. Paris, LXIV, 1908 (Lit.-Verz. 2707).

bei Koagulation des hämocyaninhaltigen Blutes durch Hitze oder Alkohol würde das Kupfer abgespalten, konnte Dhéré*) zeigen, daß eine solche Spaltung nicht eintritt. Dem gleichen Forscher (Anm. **b und 2279) verdanken wir genauere Angaben über spektroskopische Eigenschaften. Hiernach zeigt das Oxyhämocyanin einen sehr ausgeprägten Absorptionsstreifen ungefähr zwischen λ 610 und λ 531. Eine reine Oxyhämocyaninlösung hält fast unbegrenzt ihre blaue Färbung, nach Phisalix (944) über ein Jahr, d. h. also, das Oxyhämocyanin reduziert sich nicht spontan.

Die Gegenwart von Kupfer im Hämocyanin wurde schon von Harless festgestellt und auch die Menge desselben ermittelt (s. o.). Neuere Untersuchungen hatten für *Helix pomatia* folgendes Ergebnis:

Zahl der Analysen	100 ccm hämocyaninhaltiges Blut enthalten mg *Cu*			Untersucher
	kleinster Wert	größter Wert	Mittel	
7	6,5	12,5	9,07	Dhéré (2278)
1	—	—	24,00	Dubois (2703)

Unsicher bleibt noch die Frage, wie das Kupfer an die Proteïnsubstanz gebunden ist, ob das Hämocyanin, ebenso wie das Hämoglobin, aus einem Eiweißkern und einem prosthetischen Kern besteht, der Kupfer statt Eisen enthält, oder ob es eine Verbindung nach Art eines Kupferalbuminates ist.

Besonders wichtig sind natürlich Untersuchungen über das Verhalten des Hämocyanins Gasen gegenüber. Am bedeutungsvollsten ist zweifellos die Verbindung mit Sauerstoff. Sie ist wenig stabil und eine Dissoziation leicht herbeizuführen. Der Sauerstoffgehalt des Blutes der Pulmonaten ist nur in wenigen Fällen festgestellt worden. Quagliariello (2464) stellt folgende zusammen:

Tier	100 ccm luftgesättigten hämocyaninhaltigen Blutes enthielten			Beobachter
	Zahl der Analysen	O_2 ccm	Methode	
Helix pomatia	2	1,22 (1,15—1,28)	titrimetrisch	Cuénot (750)
Helix pomatia	2	1,82	titrimetrisch	Dhéré (2278)
Helix pomatia	—	1,68 (1,15—2,2)	gasanalytisch	Cuénot (2263)
Helix aspersa	1	1,2	„	„

*) Dhéré, Ch., Action de la chaleur et de l'alcool sur l'hémocyanine. — C. R. Soc. Biol. Paris, LV, 1903 (Lit.-Verz. 2708).

Im Mittel sind also 1,4 ccm O_2 vorhanden. Da nun 100 ccm H_2O bei 15° C nur 0,704 ccm O_2 lösen, folgt, daß mindestens 50% des O_2 im Hämocyanin chemisch gebunden sein müssen. Quagliariello (2464) errechnet nun bei der Annahme eines *Cu*-Gehaltes des Hämocyanins von 0,35%, daß 0,6 ccm O_2 physikalisch im Blute gelöst sein dürften. Dhéré (764, 2278) bestimmte Kupfer- und Sauerstoffgehalt in der gleichen Blutprobe und fand für *Helix pomatia*:

bei 17°: O_2 1,45 ccm; *Cu* 6,5 mg
bei 19°: O_2 2,20 ccm; *Cu* 11,5 mg
} in 100 ccm luftgesättigten Blutes.

Nach Abzug des physikalisch gelösten Sauerstoffes (0,6 ccm) bleiben dann 0,85 bzw. 1,60 ccm O_2 oder nach Quagliariello, falls 1 Atom *Cu* 1 Atom *O* (1 g *Cu* — 176 ccm O_2) bindet, 130 bzw. 139 ccm O_2 auf 1 g *Cu*. Hiernach besteht also keine enge Proportionalität zwischen dem *Cu*-Gehalt des Blutes und seiner O_2-Kapazität.

Kohlensäure (CO_2) und Kohlenoxyd (CO) entfärben das Hämocyanin, indem sie den Sauerstoff verdrängen. Dabei verbindet sich nach Dhéré (2707) CO_2 mit dem Hämocyanin zu einem Karbonat. Für *Helix aspersa* fand Cuénot (2263) in 100 ccm luftgesättigten Blutes 6,5 ccm CO_2. Diese Konzentration ist höher als der Löslichkeit der Kohlensäure entspricht, woraus gefolgert werden muß, daß sich das Gas zum Teil als Salz und zwar als Bikarbonat vorfindet. Dadurch würde sich die schwach alkalische Reaktion des Blutes erklären.

Mit NO_2 bildet nach Dhéré*) das Hämocyanin von *Helix pomatia* eine grün gefärbte Verbindung. Cuénot (2263) fand bei *Helix aspersa* in 100 ccm luftgesättigten Blutes 1,8 ccm N_2, zweifellos aber nur physikalisch gelöst.

β) Hämoglobin.

Wie schon erwähnt, finden wir Hämoglobin unter sämtlichen Gastropoden nur bei *Planorbis*. Die älteren Beobachter, Swammerdam, Cuvier u. a., waren über die Natur dieser roten Flüssigkeit vielfach im Zweifel und stellten in Abrede, daß es sich um Blut handeln könne. Erst Moquin-Tandon (892) tritt bestimmt für die Blutnatur ein. Ray Lankester**) stellte dann fest, daß das Absorptionsspektrum mit dem des Hämoglobins der Vertebraten identisch sei. Sorby***) fand zwar eine Reihe Differenzen zwischen dem Hämoglobin von *Planorbis* und dem des Menschen, aber spätere Untersuchungen von Krukenberg (2390, 2393), Williams (1052) und Velichi (2527) zeigen, daß das Hämoglobin von *Planorbis* im wesentlichen identisch ist mit dem der Wirbeltiere. Die Koagulationstemperatur ist 60° C. Krukenberg (2390) und Velichi gelang es, aus dem *Planorbis*-

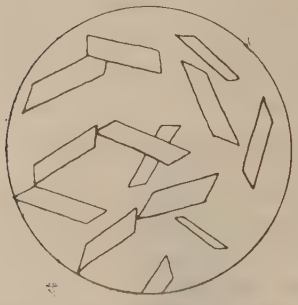
*) Dhéré, Ch., Sur une combination de l'hémocyanine d'escargot avec le oxyd d'azote. — C. R. Soc. Biol. Paris, LXXXII, 1919 (Lit.-Verz. 2709).

**) Ray Lankester, E., Abstract of a report on the spectroscopic examination of certain animal substances. — Journ. Anat. Phys., III, 1869 (Lit.-Verz. 2710).

***) Sorby, H. C., On the evolution of haemoglobin. — Quart. Journ. Micr. Sci., VI, 1876 (Lit.-Verz. 2711).

Blut die charakteristischen Häminkristalle darzustellen (Fig. 454). Dhéré (765) fand in 100 ccm Blut 0,0056 g Eisen. Über die respiratorische Kapazität des *Planorbis*-Hämoglobins fehlen noch genauere Untersuchungen. Velichi fand in 100 ccm Blut 2,3 g Hämoglobin, während Dhéré (765) auf anderem Wege 1,43 bzw. 1,67 g bestimmte. Leitch (2414) ermittelte den Sauerstoffgehalt mit 0,9 Vol.-Prozent. Quagliariello berechnete daraus, daß 1 g Hämoglobin 0,54 ccm O_2 bindet; d. h. die respiratorische Kapazität des *Planorbis*-Hämoglobins läge beträchtlich niedriger als jene der Wirbeltiere (1,34 ccm O_2). Allerdings sind die Angaben zu dürftig, um dieses Ergebnis schon als endgültig ansehen zu können.

Fig. 454.



Hämoglobin-Kristalle von *Planorbis corneus*. – Nach Velichi.

Leitch stellte eine Dissoziationskurve des Oxyhämoglobins von *Planorbis corneus* auf, unter Benutzung folgender bei 20° C erhaltener Werte:

Tension des CO_2	Tension des O_2	Prozentuale Sättigung
0%	10,8 mm	> 70
0%	7,4 „	56
2%	10,8 „	65
2%	7,4 „	45

Diese Kurve entspreche jener des Oxyhämoglobins der Vertebraten bei etwa 35° C, d. h. das *Planorbis*-Hämoglobin absorbiert weniger O_2 als das der Wirbeltiere bei gleicher Temperatur. Als sicher aber kann gelten, daß sich nach dem gleichen Untersucher bei *Planorbis* die prozentuale Sättigung mit der Erhöhung der Temperatur vermindert, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht:

Temperatur	O_2-Tension	Prozentuale Sättigung
11,8° C	2 mm	40
6,0° C	1 „	54

d) Andere organische Substanzen.

Neben den Proteïnen finden sich noch andere organische Substanzen, die man in stickstoffhaltige Körper und Kohlehydrate trennen kann, während Fette bisher noch nicht festgestellt werden konnten.

α) Stickstoffhaltige Substanzen.

Den Gehalt an Eiweißstickstoff und Reststickstoff des Blutes bestimmte Quagliariello (2463) für *Helix pomatia* und Delaunay (2276) für *Helix aspersa* (*H. pomatia*) (siehe Tab. nächste S. oben).

Diese Ergebnisse, besonders im Vergleich mit solchen bei anderen Mollusken, zeigen, daß Stickstoffkörper, soweit sie nicht Proteïne sind, nie fehlen und ihre Konzentration relativ konstant und unabhängig vom Proteïngehalt des Blutes ist. Nach Couvreur (745) besteht bei *Helix*

100 ccm Blut enthalten g				Rest-*N* in Prozenten des Gesamt-*N*
Gesamt-*N*	Eiweiß-*N*	Eiweiß*)	Rest-*N*	
0,015	0,013	(0,09)	0,002	13 %
0,482	0,471	(2,94)	0,011	2 %

pomatia der Reststickstoff aus Harnstoff und Harnsäureverbindungen, nach Gautrelet (2322) für die gleiche Art aus 1,5—2 mg Ammoniak pro 1000 ccm Blut. Genauer untersuchte Delaunay (2275, 2276) die Zusammensetzung des Reststickstoffes bei *Helix aspersa*. Er fand in 11 Teilen Gesamtreststickstoff:

4 Teile Harnstoffstickstoff,
1,2 „ Ammoniakstickstoff
1 „ Aminstickstoff,
2,8 „ nicht dosierten Stickstoff.

Kreatin, Kreatinin und Harnsäure konnte er auch nicht in Spuren nachweisen.

β) Kohlehydrate.

Couvreur u. Bellion (2265) konnten im Blut von *Helix pomatia* keinen Zucker finden. Seillière dagegen (2490, 2491) gelang es nach Fütterung mit Xylan, im Blut der gleichen Art durch Phloroglucin eine Pentose nachzuweisen. Der Streit, der sich zwischen diesen Autoren erhob, ist auch jetzt noch nicht endgültig entschieden, so daß es noch unsicher bleiben muß, ob Zucker normalerweise im Blut der Pulmonaten auftritt. In Analogie zu anderen Mollusken darf aber dessen Vorhandensein vermutet werden.

e) Salze (Elektrolyte).

Neben den organischen Substanzen finden sich im Pulmonatenblut noch etwa zu 1 % anorganische Stoffe, Salze oder Elektrolyte. Griffiths**) bestimmte für 5 Arten die Werte genauer:

Tier	100 Teile Blut enthielten an Salzen			
	I. Analyse	II. Analyse	III. Analyse	Mittel
Helix pomatia	1,065	1,072	1,069	1,068
„ *aspersa*	1,079	1,080	1,062	1,077
Limax flavus	1,122	1,100	1,115	1,112
„ *maximus*	1,119	1,127	1,114	1,120
Lymnaea stagnalis	1,200	1,203	1,210	1,204

*) Die Mengen errechnete Quagliariello (2464) unter Annahme, daß die Proteïne 16 % Stickstoff enthalten.

**) Griffiths, A. B., On the blood of the Invertebrata. — Proc. R. Soc. Edinburgh, XVIII, 1891 (Lit.-Verz. 2712).

Anhang.

Über das Vorhandensein von Oxydase oder Peroxydase im Blut der Pulmonaten finden sich keinerlei Angaben.

Seillière (2492) konnte im Blut von *Helix aspersa* und *H. pomatia* eine Lipase nachweisen.

f) Physikalisch-chemische Eigenschaften.

Die Angaben hierüber, besonders hinsichtlich der Pulmonaten, sind sehr gering, so daß sich nur annähernd ein Bild gewinnen läßt.

Sherrington u. Mouckton Copeman*) fanden das spezifische Gewicht des *Helix*-Blutes mit 1,055, ein Wert, der vielleicht etwas zu hoch ist. Ziemlich übereinstimmend wird angegeben, daß das Blut leicht alkalisch reagiere. Gautrelet (2322) bestimmt für *Helix* die potentielle Alkaleszenz, die ausgedrückt in mg *NaOH* auf 100 ccm bei *N*-Gehalt = 6 einen Maximalwert von 79, einen Minimalwert von 43, also einen Mittelwert von 60 zeigte. Das Säurebindungsvermögen des *Helix*-Blutes ist im Gegensatz zu dem anderer Mollusken (Mittel etwa 32) wesentlich stärker, obgleich der Proteïngehalt erheblich geringer ist als der eines Cephalopoden etwa.

Die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes und daher der osmotische Druck ist sehr gering. Nach Philippson**) schwankt er bei *Lymnaea* zwischen 0,13° und 0,23°, dürfte also dem des Süßwassers etwa gleich sein. Nach Monti (2434) ist der osmotische Druck bei *Arion empiricorum* am Lande 0,74°.

g) Blutanalysen.

Eine Reihe von Blutanalysen geben uns ein allgemeines Bild von der chemischen Zusammensetzung.

Tier	Prozentuale Zusammensetzung des Blutes der Pulmonaten: Wasser	feste Bestandteile	Eiweiß	andere organische Bestandteile	Salze	Untersucher
Helix pomatia	96,53	3,47	—	—	—	Ficinus-Keferstein
„ „	90,99	9,01	8,04	0,97		Harless (2341)
„ „	96,10	3,90	3,6		0,3	Couvreur (745)
„ „	—	—	2,94			Delaunay (2275)
Limax flavus	96,09	3,91	3,143		0,767	Boussingault (714)

*) Sherrington u. Mouckten Copeman, Variations experimentally produced in the specific gravity of the blood. — Journ. of Phys., XIV, 1893 (Lit.-Verz. 2713).

**) Philippson, M., Hannevart, G. u. Thieren, J., Sur l'adaptation d'Anodonta cygnaea à l'eau de mer. — Arch. Intern. Physiol., IX, 1910 (Lit.-Verz. 2714).

2. Bewegung der Körpersäfte.

Die Bewegung der Hämolymphe geschieht vom Herzen aus; doch wirken weiter peripher zweifellos auch kapillare Saugkräfte und Muskeldruck mit.

Normalerweise folgen die einzelnen Kontraktionen des Herzens mit großer Regelmäßigkeit, und zwar geht je eine Systole des Vorhofes der des Ventrikels voraus; dies wird von allen Autoren (Foster u. Dew-Smith, Biedermann, Yung u. a.) übereinstimmend angegeben. Dabei kontrahieren sich synchron mit dem Atrium die Vena pulmonalis und ihre größeren Äste, wodurch eine Rückstauung des Blutes bei der Vorhofkontraktion in die Lungenvene vermieden wird. Der normale Rhythmus erleidet aber sofort starke Störungen bei Erregungen mechanischer oder thermischer Art. Dann kann es zu länger anhaltendem Stillstand in diastolischer Erschlaffung oder auch zu einem tonischen Kontraktionszustand kommen, oder es treten Unregelmäßigkeiten in der Aufeinanderfolge der einzelnen Kontraktionen auf, etwa daß eine Reihe rascher Pulsationen mit seltenen, durch lange Pausen getrennten wechselt oder Atrium und Ventrikel verschieden pulsieren (Biedermann [2205]; Yung [1059]). Gerade die letzte Erscheinung läßt deutlich erkennen, daß die beiden Herzteile unabhängig voneinander schlagen; ja, Foster*) stellte sogar fest, daß Vorhof und Ventrikel ohne Aufhebung des rhythmischen Schlages getrennt werden können. Das ausgeschnittene *Helix*-Herz schlägt unter geeigneten Bedingungen mehrere Tage lang mit abnehmender Frequenz; aber auch in suspendiertem Zustand und ungefüllt sind meist noch längere Zeit Kontraktionen festzustellen, so nach Carlson**) der Ventrikel von *Ariolimax columbianus* bei Belastung mit einem leichten Hebel bis zu 10 Stunden lang mit allmählicher Abnahme der Frequenz; diese war 20—30 Schläge pro Minute (gegenüber 35—40 beim intakten Tier), also wesentlich geringer als normal. Da ist es nicht verwunderlich, wenn bei *Ariolimax* nach starkem Blutverlust die Schlagfrequenz nur relativ wenig abnimmt und noch mehrere Stunden anhält, allerdings dann nicht mehr koordiniert (Carlson 2716). Direkte Berührung des *Ariolimax*-Ventrikels löst Extrasystolen oder, bei sehr starkem Reiz, Beschleunigung des Rhythmus aus. Nach Yung (1059) führt Asphyxie bei Versenken der *Helix pomatia* unter Wasser, bei Luftverdünnung oder Füllung der Lungenhöhle mit Öl, zu einer ganz allmählichen Abnahme der Pulsfrequenz bis zum diastolischen Stillstand, wie die Tabelle auf nächster Seite zeigt.

Kehren wir zum normalen Herzen zurück, so bemerkten Foster u. Dew-Smith (2307) eine merkwürdige sekundäre Rhythmik, bestehend im

*) Foster, M., Über einen besonderen Fall von Hemmungswirkung. — Arch. f. d. ges. Phys. (Pflüger), V, 1872 (Lit.-Verz. 2715).

**) Carlson, A. J., The heart rhythm under normal and experimental conditions. — Americ. J. Physiol., XVI, 1906 (Lit.-Verz. 2716).

Asphyxie	Pulsfrequenz pro Minute nach Stunden								
	0	½	2	4	14—15	24	36	48	72
in Wasser	38	46	30	16	6	2	diastol. Stillstand	—	—
im luftverdünnten Raum	38	—	26	15	6	4	1—2	1—2	diastol. Stillstand
bei Ausschaltung der Atmung durch Öl	38	—	neue Ölfüllung	24	—	—	—	8	3—4

Auftreten von Systolengruppen. Innerhalb einer Gruppe wuchs die Stärke der Systolen allmählich bis zu einem Maximum an, um dann ebenso wieder abzusinken.

Von den gleichen Forschern wurde dann für *Helix pomatia* festgestellt, daß für die Tätigkeit des Herzens der Spannungszustand der Wandung, d. h. der im Inneren herrschende hydrostatische Druck von größter Bedeutung ist. Eingehender hat sich hiermit, ebenfalls an *Helix pomatia*, Biedermann (2205) beschäftigt. Er fand zunächst, daß „nach Entleerung des Herzens ein oft lang anhaltender, diastolischer Stillstand oder doch eine beträchtliche Verlangsamung der Schlagfolge eintritt", was durch Carlson's (2716) Versuche eine Bestätigung erhält. Der Ventrikel von *Arianta* (*Helix*) *dupetithouarsi* in situ, doch leer, schlug nur 10—15mal in der Minute; aber schon der Zug des Schreibhebels genügte, um die Frequenz zu steigern. Biedermann machte genauere Angaben; er bestimmte die Pulsfrequenz bei wechselndem Innendruck und konstanter Temperatur von 20° und fand:

Innendruck im mm Wasser (gemessen an der Niveaudifferenz in der Ventrikelkanüle und in einem Außengefäß, in dem das Herz suspendiert war).	Pulsfrequenz pro Minute
30 mm	50
15 mm	36
8 mm	21
5 mm	11
2 mm	0
30 mm	50

Auf die Bedeutung, die diese Abhängigkeit der Herztätigkeit vom Füllungsgrade für die Regulation des Kreislaufes hat, wiesen schon Foster u. Dew-Smith (2307) hin; je mehr Blut dem Ventrikel zufließt, desto rascher wird er schlagen, so daß nie eine Überdehnung des Herzens eintreten kann.

Neben der Korrelation Pulsfrequenz-Wandspannung findet sich aber noch eine zweite, nämlich Pulsfrequenz-Temperatur. Schon Spallanzani (2505) beobachtete bei *Cepaea nemoralis*, daß die Herzschläge um so geringer

werden, je mehr die Temperatur sinkt, um bei — 1° (R?; C?) gänzlich aufzuhören. Ähnlich berichten, ohne systematische Versuche, Carus, Gaspard, Barkow für *Helix pomatia* (fide Lang 2404). Für *Lymnaea peregra*, *Planorbis vortex*, junge *Campylaea cingulata* und *Hyalinia cellaria* gibt Sporleder (615) an, daß bei zunehmender Wärme das Pulsieren beschleunigt wird. Biedermann (2205) brachte exzidierte Herzen von *Helix pomatia* in verschieden temperierte, 0,5-prozentige Kochsalzlösung und beobachtete dann bei 38—40° nicht selten eine Schlagfrequenz von 80—100 pro Minute und selbst bei 49° C noch keinen Stillstand. Yung (1059) brachte *Helix pomatia*, deren Herz durch Entfernung der letzten Schalenwindung sichtbar gemacht worden war, in verschieden warmes Wasser:

Tier	Anzahl der Herzschläge pro Minute bei einer Temperatur von ° C																	Autor
	+1	5	10	13,5	14	15	16	17	20	24	25	30	35	38	40	45	48	50	
Lymnaea auricularia, adult.	—	—	—	13	—	—	16	—	30	44	—	—	—	—	—	—	—	—	Richard (968)
Lymnaea auricularia, juv.	—	—	—	16	—	—	23	—	39	66	—	—	—	—	—	—	—	—	
Cepaea hortensis	—	—	—	—	35	—	—	48	—	55	—	70	90	100 unregelmäßig	—	78 unregelmäßig	fast Stillstand	—	
Helix pomatia, aus dem Winterschlaf geweckt	½	4	12	—	—	17	—	—	26	—	38	54	50	—	unregelmäßig	—	—	—	Yung (1059)
Helix pomatia, Sommertier ruhend	—	—	—	—	—	—	—	36	—	—	52	67	82	—	—	—	—	Stillstand	
Helix pomatia, Sommertier kriechend	—	—	—	—	—	etwa 50					—	—	—	—	—	—	—	—	

Dabei fand er, daß im Sommer die Frequenz der Pulsschläge viel höher wäre als im Winter (bei 17° C 36 Schläge pro Minute) und die Zunahme rascher erfolge. Ähnlich stellte Richard (968) die Veränderung bei *Cepaea hortensis* und *Lymnaea auricularia* fest (s. obige Tabelle). Nach ihm nimmt gegen Ende des Winterschlafes die Pulsfrequenz zu, doch nicht proportional der Temperatursteigerung, sondern infolge erhöhter Lebenstätigkeit. Angaben von Baker (673) über die Pulsfrequenz bei verschiedenen Arten von *Lymnaea*, *Vitrea*, *Conulus*, *Pyramidula*, *Polygyra* und *Succinea* sind ohne Berücksichtigung der Temperatur gemacht, obgleich

er konstatierte, daß sie im Sommer viel größer sei als während des Winterschlafes und von der Temperatur sichtlich beeinflußt würde. Einige Zahlen seien angeführt: bei *Lymnaea stagnalis* 37—48 Schläge pro Minute, bei *L. obtusa* 150—155, bei den anderen 50—162. Über den Herzschlag von *Helix pomatia* während des Winterschlafes stellte Lang (2404) Versuche an. Er fand:

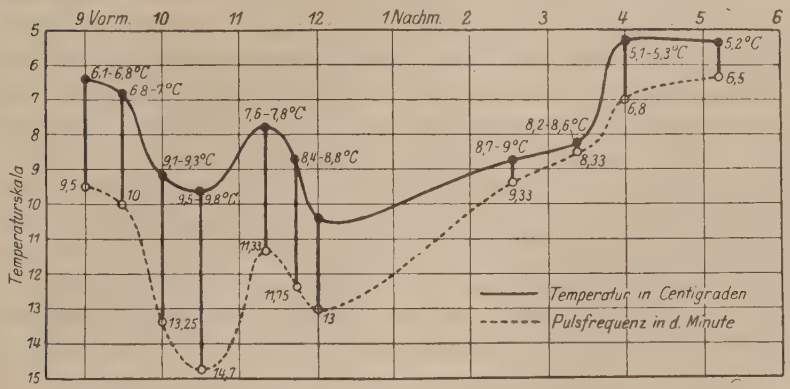
Durchschnittliche Temperatur, Celsius	Zahl der Beobachtungen	Pulsschläge pro Minute	
		Februar	März
4,5°	1	—	6,50
5,2°	2	6,65	—
6,3°	3	7,89	—
6,6°	4	—	9,97
7,7°	3	—	12,40
8,4°	7	10,90	—
8,7°	3	—	13,50
9,4°	9	12,08	—
9,6°	4	—	14,66
10,5°	8	12,50	—
10,8°	1	—	17,00
11,9°	5	14,76	—
12,5°	12	15,40	—
12,5°	2	—	19,10
13,4°	6	16,90	—
14,0°	1	—	24,00
14,4°	1	—	23,50
14,5°	9	18,52	—
15,3°	6	19,96	—
16,5°	6	22,49	—
17,6°	10	25,43	—
19,5°	1	31,00	—
22,0°	1	34,00	—

Die Zahl der Pulsationen war also durchgängig im März höher als im Februar, was zweifellos auf das allmähliche Erwachen anzurechnen sein dürfte. Das Resultat einer anderen Versuchsreihe soll die Kurve (Fig. 455) zeigen. Aus ihr wird deutlich, daß bei steigender Temperatur die Pulsfrequenzkurve progressiv stärker von der Temperaturkurve nach oben divergiert. Carlson (2716) zählt bei *Ariolimax columbianus* 35—40 Schläge pro Minute, während er für *Arianta dupetithouarsi* die Pulsfrequenz auf 40—50 schätzt; beides wohl bei Zimmertemperatur. Entsprechend fand er als Zeit für die Dauer des ganzen Herzschlages bei *Ariolimax* 1,75 Sekunden, bei *Limax maximus* 1 Sek. Rieper (1904 [S. 643]) endlich gibt für *Succinea putris* bei 17° C 60—70 Herzpulsationen pro Minute an.

Nach Abschluß des Manuskriptes wurden mir von Herrn W. Wächtler in Leipzig einige Beobachtungen über den Herzschlag von *Caecilioide*

acicula in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt. Bei der Seltenheit von Lebendbeobachtung dieser schwer erhältlichen Tiere ist die Mitteilung der Befunde besonders dankenswert.

Fig. 455.



Temperatur- und Pulsfrequenzkurve von *Helix pomatia*. — Nach Lang.

Auch bei *Caecilioides* wird die Abhängigkeit der ziemlich gleichmäßig verlaufenden Pulsationen von der Temperatur deutlich.

Zeit	Temperatur	Beobachtungsdauer in Sek.	Anzahl der Herzschläge	Durchschnittliches Intervall zwischen 2 Pulsationen in Sek.
20. XII. (Zimmer)	etwa 17° C	40	33,0	0,825
		21	17,5	0,83
		21	17,0	0,81
7. VII.	etwa 21° C	7,5	10	0,75 0,70 0,60

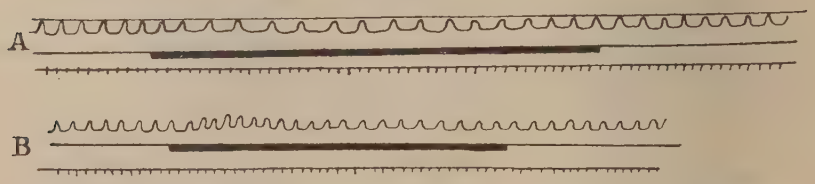
Es darf als sicher gelten, daß in der freien Natur im Winter die Pulsfrequenz noch wesentlich geringer ist.

Aus der obigen Tabelle (s. S. 977) geht nun aber noch zweierlei hervor. Einmal die Verschiedenheit der Pulsfrequenz bei jungen und erwachsenen Tieren von *Lymnaea auricularia*, auf Grund deren Richard zu der Annahme kommt, daß mit zunehmendem Alter die Pulsfrequenz abnimmt. Schon Sporleder (615) macht darauf aufmerksam, daß bei jüngeren Individuen derselben Art das Pulsieren rascher erfolge. Dann aber fällt der Unterschied zwischen ruhenden und kriechenden Schnecken auf, eine Tatsache, die bereits Sporleder und Baker beobachteten. Als Ursache dieser Erhöhung ist die bei den Lokomotionen entstehende Blutverschiebung zu betrachten, die eine verstärkte Füllung des Herzens

und damit eben, wie oben gezeigt wurde, eine erhöhte Pulsfrequenz bedingt. Wir dürfen hier also wohl von einer adaptiven Änderung der Herzrhythmik sprechen.

Ehe wir nun auf das Verhalten des Herzens dem elektrischen Strom gegenüber und die daraus zu folgernden Schlüsse eingehen, mag erst kurz die Innervierung des Herzens behandelt werden. Auf Grund anatomischer Befunde ist auch jetzt noch nicht endgültig festgestellt, wie die Nerven an das Herz herantreten und ob Vorhof und Ventrikel von verschiedenen Ästen aus versorgt werden (s. o. S. 462 u. 896). Wohl aber haben elektrische Reizversuche ergeben, daß Visceralnerven zum Herzen führen müssen. So beobachtete Ransom (2465) bei Reizung dieses Nervs von *Helix pomatia* einen diastolischen Stillstand und nach Schluß der Reizung eine Verstärkung der Herztätigkeit oder bei stärkerer Reizung eine unvollkommene Hemmung. Dabei scheint der an der Aorta eintretende Nerv stärker hemmend auf den Ventrikel, der zum Vorhof stärker auf den Vorhof zu wirken. Bei Anwendung von Curare bleibt die Hemmung

Fig. 456.

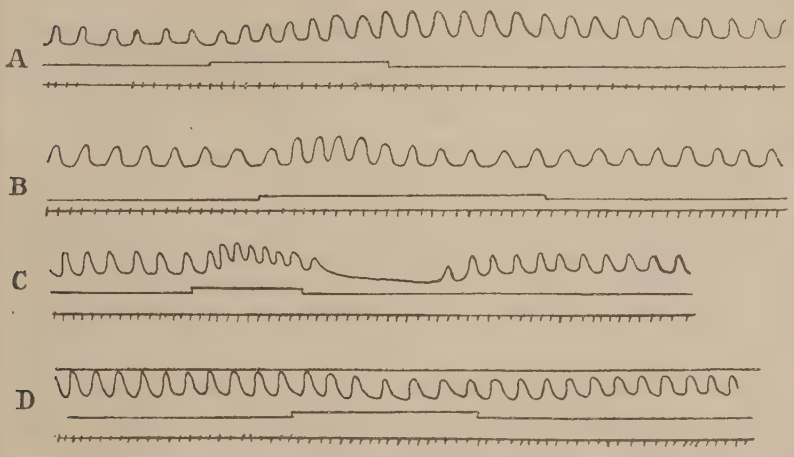


Ventrikelschlag-Kurven von *Arianta dupetithouarsi*, bei Reizung des Visceralnerven. A) Hemmungs-, B) Förderungseffekt. — Nach Carlson.

aus. Diese Befunde werden von Yung (1059) bestätigt. Carlson (725) stellt ebenfalls die hemmenden Fasern bei *Arianta dupetithouarsi* fest, zugleich aber auch die Anwesenheit fördernder Fasern (Fig. 456 A, B). Während die akzelerierenden Fasern nur am Aortenende auf den Ventrikel übertreten können, gelangen einige hemmende Fasern auch vom Vorhof aus dorthin. Der Einfluß der hemmenden Fasern ist der größere. Das gleiche gilt vom Atrium. Ein wenig anders verhält sich *Ariolimax columbianus*. Der Vorhof wird mit hemmenden und fördernden Fasern versorgt. Für den Ventrikel aber konnten nur akzelierende Fasern mit Sicherheit nachgewiesen werden, denn die Reizung mit Wechselströmen oder einzelnen, kräftigen Induktionsströmen beschleunigt den Kammerschlag (Fig. 457, A, B). Meist aber läßt diese Wirkung trotz anhaltenden Reizes nach wenigen Sekunden wieder nach (Fig. 457, B) oder wird von einem oft mehrere Sekunden dauernden Stillstand in Diastole mit konsekutiver Tonusabnahme gefolgt (Fig. 457, C). In einigen wenigen Fällen war nun nach Beginn der Reizung mit schwachem Strom eine geringe Abnahme des Schlages zu bemerken (Fig. 457, D), und so nimmt Carlson mit viel Wahrscheinlichkeit die Existenz hemmender Fasern an, doch ist auf jeden Fall die Wirkung der akzele-

rierenden überwiegend. Bei *Limax maximus* endlich findet Carlson am Vorhof wieder hemmende und beschleunigende Fasern, am Ventrikel aber nur hemmende (Fig. 458), die außerdem nur vom Vorhof aus (nicht wie bei *Ariolimax* von der Aorta her) auf die Kammer übertreten.

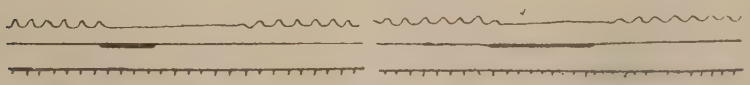
Fig. 457.



Ventrikelschlag-Kurven von *Ariolimax columbianus*, bei Reizung des Visceralnerven. A, B) Beschleunigung des Rhythmus, C) Beschleunigung mit nachfolgendem Stillstand, D) Abnahme des Ausschlages. — Nach Carlson.

In engerem Zusammenhang mit der Nervenversorgung des Herzens stehen nun wohl auch die Resultate bei direkter Reizung des Herzens. Bei *Helix pomatia* hatten Foster (2715) und Ransom (2465) dann einen diastolischen Stillstand beobachtet, dem nach Schluß der Reizung eine Verstärkung der Herztätigkeit folgte. Biedermann (2205) gab dazu an daß die Erschlaffung des Herzens an allen Stellen gleichzeitig begann und sich nicht nach Art einer anodischen Hemmung etwa von einem Punkte aus wellenförmig ausbreitete. Die Ursache dieses Stillstandes ist in der Reizung der interkardialen Endigungen der Hemmungsnerven zu erblicken. Gegen eine solche Annahme sprach sich Cardot*) aus, da er diesen Hemmungseffekt sowohl bei Reizung vom Aortenende wie von der Atrioventrikulargrenze aus beobachtete. Da wir aber schon durch Ransom und Carlson wissen, daß hemmende Fasern auch vom Vorhof her auf

Fig. 458.



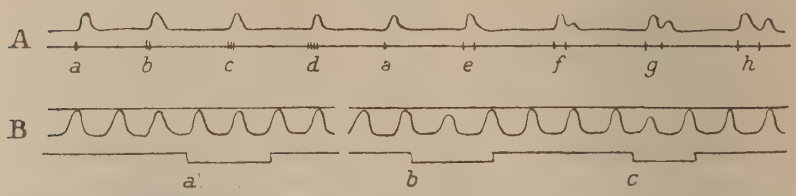
Ventrikelschlag-Kurven von *Limax maximus*; Hemmungseffekt. — Nach Carlson.

*) Cardot, H., Réactions du coeur de quelques mollusques à l'excitation électrique. — Journ. Physiol. Pathol. Gén., XI, 1909 (Lit.-Verz. 2717).

den Ventrikel übertreten, können Cardot's Ergebnisse nicht mehr gegen obige Ansicht angeführt werden.

Reizt man mit konstantem Strom, so rufen Schließung und Öffnung nach einer mit dem bloßen Auge wahrnehmbaren Latenzzeit Systolen

Fig. 459.

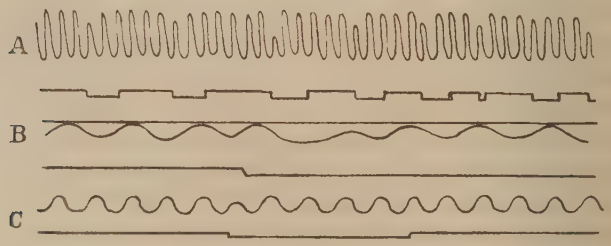


Ariolimax columbianus. A) Kurve des ruhenden Ventrikels, die Reize sind unwirksam während der Systole (*b, c, d*), aber wirksam gegen das Ende der Diastole (*e, f, g*); B) Ventrikelschlag-Kurve; der Reiz unwirksam bei Beginn der Systole (*a*), aber wirksam gegen Ende der Diastole (*b*) und während der diastolischen Pause (*c*). Nach Carlson.

hervor, und zwar beginnt der Schließungsherzschlag stets an der Kathode, der Öffnungsherzschlag an der Anode (Foster u. Dew-Shmith 2307; Ransom 2465).

Carlson*) beschäftigt sich dann weiter noch mit der Erregbarkeit des Herzens während der verschiedenen Phasen des Herzschlages. Er fand, daß am Herzen von *Ariolimax columbianus* während der spontanen

Fig. 460.



Ventrikelschlag-Kurve, die eine Verkleinerung der Amplitute zeigen, wenn der Reiz bei Beginn der Systole gesetzt wird. A) *Ariolimax*, B) *Limax*, C) *Arianta*. — Nach Carlson.

oder künstlich ausgelösten Systole ein Refraktärstadium nachweisbar ist (Fig. 459), das aber nur relativ bleibt, da sich stets eine auch zu Beginn der Systole wirksame Reizstärke finden läßt. Das Gleiche stellte Cardot (2717) am *Helix*-Herzen fest. Eine Verlängerung der einer Extrasystole

*) Carlson, A. J., The exitability of the heart during the different phases of the heart-beat. — Amer. J. Physiol., XVI, 1906 (Lit.-Verz. 2718).

folgenden Diastole im Sinne einer ausgleichenden Pause wurde von Cardot vermißt und findet sich in Carlson's Kurven nur höchst selten.

Die Prüfung der Frage nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz durch Carlson*) ergab, daß es bei Pulmonaten (*Ariolimax*) nicht nachweisbar ist.

Und endlich konnte Carlson**) bei *Ariolimax*, *Limax* und *Arianta* zeigen, daß bei Reizung des Herzens zu Beginn einer Systole mittels ziemlich starken Einzelinduktionsschlages oft eine Verkleinerung der eben begonnenen Systole eintritt, während dann eine Verkürzung der nächsten Diastole erfolgt (Fig. 460).

B. Physiologie der Atmung.

I. Mechanik der Atmung.

Die Pulmonaten dürfen als Luftatmer gelten, obgleich es nicht an Angaben fehlt, daß allerdings nur einige Basommatophoren ganz oder teilweise Wasseratmer seien. Immerhin können wir sagen, daß bei allen Pulmonaten der Verlust des (echten) Ktenidiums vollzogen und aus der Kiemenhöhle eine Lungenhöhle geworden ist, in der eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche durch Falten und Leisten und ein ausreichender Gasaustausch durch die Entwicklung eines dichten Gefäßnetzes erreicht wird. Bei den Süßwasserpulmonaten kann es zur Bildung von Anhängen kommen, die als sekundäre***) (adaptive) Kiemen gelten können, sofern nicht Luft, sondern immer oder wenigstens gelegentlich Wasser aufgenommen wird. Solche wechselnden Verhältnisse treffen wir eigentlich nur bei den Basommatophoren. Stellen wir die Ansichten zusammen, die über Aufnahme von Wasser bzw. Luft auf Grund biologischer Beobachtungen oder anatomischer Tatsachen geäußert worden sind, so beginnen wir mit den

a) Basommatophoren.

Bei *Siphonaria* soll nach Köhler (848) die Atemhöhle als Lunge funktionieren. Demgegenüber führt Pelseneer (86) die Arten als Wasseratmer an. Richtig scheint mir eine mehr vermittelnde Stellungsnahme Plate's (2456) zu sein. Er beobachtete, das *Siphonaria concinna* das Atemloch sowohl in der Luft wie im Wasser geöffnet hält, also Luft- und Wasseratmer ist. Wenn sie ersteres in höherem Maße sind, so liegt das an dem Aufenthaltsort der Tiere, die nur bei höchster Flut vom Wasser bespült werden. Auch Cooke (1925) gibt an, daß die Tiere fast 22 Stunden außerhalb des Wassers leben, also eher als Luftatmer gelten

*) Carlson, A. J., The relation between the intensity of the stimulus and the magnitude of the contraction. — Amer. J. Phys., XVI, 1906 (Lit.-Verz. 2719).

**) Carlson, A. J., The inhibitory effects of the single induced shok. — Americ. Journ. Physiol., XVI, 1906 (Lit.-Verz. 2720).

***) Auf die Frage, ob es sich um rückgebildete Ktenidien handelt oder um adaptive Kiemen, kann hier nicht eingegangen werden.

können. Ähnlich dürfte sich *Gadinia* verhalten, doch wird hier auch der Hautatmung ein wesentlicher Anteil am Gaswechsel zuzuschreiben sein. *Amphibola* soll nach Pelseneer eine „Wasserlunge" haben, während Cooke sie für einen Luftatmer hält. Hier bedarf es noch genauerer biologischer Beobachtungen. *Chilina* dagegen dürfte wesentlich Wasseratmer sein; wenigstens bleiben nach Pagenstecher (2443) die Tiere in den Gebirgsbächen Südamerikas für Monate unter Wasser. Auch Plate (2456) gibt an, daß der Atemraum immer gleichmäßig offen bleibe, im Wasser wie an der Luft. Da jegliche Bildungen in Form von Gefäßfalten oder Kiemen fehlen, so dürfen wir annehmen, daß die Hautatmung hier einen ganz wesentlichen Anteil am Gaswechsel hat (auch Pelseneer). *Otina*, die wie *Melampus* und *Pedipes* an nur bisweilen von Wasser bespülten Felsen lebt, kann mit diesen als reiner Luftatmer gelten, da nach Pelseneer durch das enge Pneumostom nur Luft eintritt. Unsicher bleibt *Auricula*, die, wie Babák (2188) angibt, im brackigen Wasser untergetaucht zu sein pflegt. Der Besitz einer wohl entwickelten Lunge läßt aber doch auf Luftatmung schließen. Andere Formen, wie *Scarabus* und *Carchium* oder *Lantzia* und *Brondelia*, die mehr oder weniger Landformen sind, können als reine Luftatmer gelten. Ancyliden und *Gundlachia*, bei denen die Atemhöhle fehlt oder nur ganz unbedeutend entwickelt ist, können mit Sicherheit als Wasseratmer betrachtet werden. So konnte André (661) im Körper von *Ancylus* nie, wie bei *Lymnaea* etwa, Luftblasen bemerken; ebenso entwichen im luftverdünnten Raume keine solchen. Außerdem können die Tiere in stagnierendem Wasser (eines Aquariums) lange Zeit (*Ancylus lacustris* bis 15 Tage) leben, ohne an die Oberfläche zu kommen. Pelseneer (86) kommt zu einem ähnlichen Schluß. Diesen Befunden gegenüber steht die Angabe von Moquin-Tandon (895), nach der *Ancylus* am Land und im Wasser Luft atme. Fraglich bleibt dabei nur, wie das Tier die Luft im Wasser aufbewahren soll. Gain (504) nimmt an, das *Ancylus* die von den Nährpflanzen produzierten Luftbläschen aufnehme, die fünfmal mehr Sauerstoff enthielten als die Luft, eine Annahme, gegen die sich Whatmore (2539) wendet, da der von den Pflanzen stammende Sauerstoff zu konzentriert sei. Wenn es also auch nicht an gegenteiligen Meinungen fehlt, so dürfte aber doch wohl obige Annahme gelten, daß die Ancyliden (vielleicht von besonderen Umständen abgesehen) reine Wasseratmer sind, wobei nach André der Haut ein wesentlicher Anteil am Gasaustausch zukommt.

Von den Planorbiden dürften mit Ausnahme von *Planorbis corneus* alle Luftatmer sein. Moquin-Tandon (in „Histoire Naturelle") berichtet zwar, daß er *Planorbis rotundatus* bis zu 18 Tagen unter eisbedecktem Wasser gehalten habe, doch darf hierbei nicht außer Acht gelassen werden, daß die niedrige Temperatur eine wesentliche Herabsetzung der gesamten Lebenstätigkeit bedingt und so die Tiere wohl mit der durch die Haut aus dem Wasser aufgenommenen Sauerstoffmenge auskommen könnten. Nach Willem (115) soll dann *Planorbis cristatus* die Atemhöhle stets

mit Wasser gefüllt haben und auch in einem feuchten Gefäß keine Luft aufnehmen, sondern nach Verdunsten des Wassers sterben. Diese Angabe ist leider ohne Nachuntersuchung geblieben, so daß noch nicht gewiß ist, ob die Tiere in die Atemhöhle Wasser aufnehmen oder sie leer behalten, ähnlich wie es Pauly bei Lymnaeen beobachtete (s. S. 986). Und endlich fand v. Siebold (604) am Ausflusse des Königssees in nicht beträchtlicher Tiefe *Planorbis carinatus* und *P. glaber*, die niemals zur Oberfläche kamen, um zu atmen. Pauly (576) prüfte diese Angabe nach und konnte das stete Verweilen am Grunde bestätigen. Gleichwohl entließen die Tiere auf Reiz hin aus der Atemhöhle Luft und kamen, in einem Glas gehalten, dann regelmäßig zur Oberfläche, um zu atmen. Zugleich aber stellte er fest, daß die Steine reichlich mit Luftblasen bedeckt waren, die ganz sicher von dem Tiere als Atemluft aufgenommen werden. In diesem Falle bleiben die Planorben Luftatmer, auch wenn sie dauernd im Wasser leben, ohne an dessen Oberfläche zu kommen. Bedingung für letzteres ist eben nur die gute Durchlüftung. Zweifelhaft endlich bleibt das Verhalten von *Planorbis corneus*, der nach Buchner (720) nicht, wie die meisten kleinen Planorben, über die Wasseroberfläche kriecht und sich ganz nach Art der Ampullarien durch eine Doppelatmung auszeichne. Simroth (2494) spricht auch direkt von einer Lungen- und einer Branchialkammer. Dagegen wendet Pelseneer (86) ein, daß in beiden Abteilungen nur Luft sei, da sich die Atemhöhle in mit Farbstoff versetztem Wasser auch nach 24 Stunden nicht gefärbt habe. Untersuchungen, die diesen Widerspruch beseitigen können, fehlen noch; doch scheint eher Pelseneer's Ansicht zu Recht zu bestehen; denn Willem (1050) konnte feststellen, daß in gut durchlüftetem Wasser *Planorbis corneus* gar nicht an die Oberfläche kommt. Es darf indessen gerade bei dieser Art nicht außer Acht gelassen werden, daß der Besitz hämoglobinhaltigen Blutes auf besondere Verhältnisse hinweist.

Wenden wir uns endlich der Gattung *Lymnaea* zu, so haben wir hier unter normalen Bedingungen echte Luftatmer vor uns. Bei ganz jungen Tieren kurz nach dem Ausschlüpfen ist, wie Dumortier (2556) angibt, die Atemhöhle mit Wasser gefüllt, das, wie sich durch zugesetzte Farbstoffpartikelchen feststellen ließ, rhythmisch gewechselt wird. Erst später tritt die Luftatmung auf, und zwar, nach Walter (2167), erst am 10. Tage. Inwieweit aber dieses Wasser dem Gasaustausch dient oder ob die Hautatmung allein genügt, bleibt unsicher. Jedenfalls nimmt Willem (1050) auf Grund seiner Versuche an, daß nicht nur bei jungen Tieren, bei denen sie die einzige Art der Atmung sei, sondern auch bei erwachsenen Basommatophoren die Hautatmung eine ganz wesentliche Rolle spiele; denn in gut durchlüftetem Wasser kam *Lymnaea ovata* nicht zur Oberfläche. Demgegenüber hat Walter (2167) bei *Lymnaea elodes* festgestellt, daß sich alleinige Hautatmung nicht erzwingen läßt; die Tiere gingen nach längstens 4 Tagen zugrunde. Bei Versuchen in ähnlicher Richtung

konnte Simroth (2494) *Lymnaea* nur 2—3 Tage am Leben erhalten, Moquin-Tandon aber 19 Tage. Pauly (576) dagegen, der sich mit der Frage der Wasseratmung der Lymnaeen am eingehendsten beschäftigt, konnte eine *Lymnaea stagnalis*, der vor Beginn des Versuches durch Reizung die Luft aus der Atemhöhle entlockt worden war und die keine Möglichkeit hatte, an die Oberfläche des Wassers zu kommen oder Luftblasen unter Wasser aufzunehmen (s. unten), 91 Tage lebend erhalten (ein anderes Tier starb nach 22 Tagen). Während der ganzen Zeit blieb die Atemöffnung fest verschlossen, und die Lungenhöhle war stets leer. Als Ursache des Todes nimmt aber Pauly nicht den Luft-, sondern Nahrungsmangel an, da sich eine ausreichende Menge Nahrung anscheinend nicht, ohne Luft mit einzuführen, in das Versuchsglas bringen ließ. Vorbedingung aber ist, daß das Wasser, dessen Temperatur nach Pauly nie unter $+8^{\circ}$R sank, oft gewechselt wird (täglich 2—4 mal). Dies scheinen frühere Untersucher vernachlässigt zu haben. Der Versuch zeigt also, das eine *Lymnaea* doch wohl imstande ist, relativ lange Zeit mit der Hautatmung auszukommen.

Nun liegen aber eine Reihe von Beobachtungen aus der Natur vor, nach denen Lymnaeen nie zur Oberfläche des Gewässers emporsteigen und also, wie daraus geschlossen wurde, Wasseratmer geworden seien. In erster Linie waren es Tiere vom Boden sehr tiefer Seen. Als erster fand Forel (501, 2590) Lymnaeen, *Lymnaea stagnalis* und *L. abyssicola*, aus dem Genfer und Bodensee in Tiefen von 250 m und mehr, deren Atemhöhle (unter Wasser geöffnet) keine Luft enthielt. Andere Angaben seien in der folgenden Tabelle zusammengefaßt (S. 987).

In allen Fällen nahm v. Siebold an, daß die Tiere Wasser in der Atemhöhle hätten. Daß dies nicht ohne weiteres richtig ist, zeigte dann Pauly bei seiner ausführlichen Behandlung der Frage. Nur bei den unter 1—8 aufgeführten Beobachtungen darf man annehmen, daß die Atemhöhle stets mit Wasser gefüllt ist und also in gewissem Sinne als Kieme funktioniert. Der Wasserstrom bei Ein- und Austreten der Flüssigkeit ist aber äußerst schwach, d. h. die ausgetauschte Menge ist nur gering. So kommt Pauly zu dem Schluß, daß die Beteiligung der „Kiemen"-Atmung am Gaswechsel nur unwesentlich sei im Gegensatz zur Hautatmung. Allerdings hält es Pauly nicht für ausgeschlossen, daß auch in diesen großen Tiefen eine Luftatmung möglich ist, derart, daß die Tiere kleinere Luftmengen, denen sie unter Wasser in Form von Luftblasen begegnen, in ihre Atemhöhle aufsaugen und so zur Atmung benutzen. Daß eine solche modifizierte Luftatmung in weitaus den meisten der unter 9—13 der Tabelle aufgeführten Beobachtungen statthat, konnte Pauly sicherstellen. Bei Exemplaren aus dem Ferchensee (Tabelle, Nr. 12) wurden auf Reiz hin aus der Atemhöhle Luft ausgestoßen, und zwar unter 30 Tieren bei 23 sicher, bei 7 zweifelhaft. Wurde ein solches Tier nach dem Ausstoßen der Luft, und ohne daß es aus dem Wasser gehoben war,

Nr.	Tier	Fundort	Bemerkung	Autor
1.	*Lymnaea stagnalis*	Genfer See	250 m Tiefe und mehr	Forel (2590)
2.	*Lymnaea abyssicola*	Bodensee	Atemhöhle voll Wasser	Forel (2590)
3.	*Lymnaea auricularia*	Bodensee	70 m Tiefe	v. Siebold (604)
4.	*Lymnaea* spec.	Starnberger See	Beim Tiefseefischen	Graff, nach Pauly (576)
5.	*Lymnaea auricularia*	Starnberger See	50—80 Fuß Tiefe	Pauly (576)
6.	*Lymnaea stagnalis*	Starnberger See	50—80 Fuß Tiefe	Pauly (576)
7.	*Lymnaea auricularia*	Genfer See	40 m Tiefe	André (429)
8.	*Lymnaea mighelsi*	Crystal Lake; Michigan	12 Fuß Tiefe	Walker*)
9.	*Lymnaea auricularia*	Ferchensee	geringe Tiefe	v. Siebold (604)
10.	*Lymnaea ovata* var. *mucronata*	Sägemühle bei Reit im Winkel	Flachwasser	v. Siebold (604)
11.	*Lymnaea ovata* var. *mucronata*	Ausfluß des Königssees	Flachwasser	v. Siebold (604)
12.	*Lymnaea auricularia*	Ferchensee	Flachwasser	Pauly (576)
13.	*Lymnaea stagnalis*	München	gut durchlüftetes Aquarium	v. Siebold (604)

an eine flache, sandige Stelle gebracht, so wurde das Pneumostom wiederholt geöffnet und geschlossen. Hier mußte also Wasser aufgenommen worden sein. Es kann also ohne Zweifel angenommen werden, daß die Lymnaeen in seichten, aber gut durchlüfteten Gewässern (Wasserstrahl von oben im Aquarium, reichliche ober- und unterirdische Zuflüsse bei Seen) vornehmlich Luft atmen und nur gelegentlich Wasser in die Atemhöhle tritt, um dann, allerdings nur in geringem Maße, die Hautatmung zu unterstützen. Die Aufnahme von Luftblasen im Wasser konnte Pauly direkt (im Aquarium) beobachten. Das Tier bildet dann „aus dem halbrunden Lappen seiner Atemöffnung, indem es denselben verlängert und seine seitlichen Ränder aneinanderlegte, einen Hohlkegel, dessen geschlossene Spitze es an die Luftblase setzte, dann öffnete und die Blase aufsog. Dabei wirken die Luftblasen gleichsam anziehend auf vorüberkriechende Schnecken". Auch das Ausatmen der verbrauchten Luft konnte Pauly

*) Walker, B., Note on the habits of *Lymnaea mighelsi*. — Nautilus (Philad.), XIV, 1900 (Lit.-Verz. 2720[a]).

beobachten: „Nachdem das Tier in kurzer Zeit eine Anzahl Luftblasen aufgesogen hatte, entließ es, ehe es eine neue aufnahm, einige Luft.“ Bemerkenswert ist, das alle Lymnaeen, gleichviel ob sie aus flachen oder tiefen Gewässern stammten, und die vorher nicht zur Wasseroberfläche stiegen, dies oft schon nach ganz kurzer Zeit im Aquarium taten. Dabei benahmen sich aus dem Starnbergersee stammende Tiere zunächst „beim Luftholen sehr ungeschickt, krochen viel höher, als nötig über das Wasser und machten fruchtlose Bewegungen“. Später verlor sich dies aber. Wurden dann solche Individuen am Emporsteigen gehindert, so gingen sie ebenso rasch wieder zur Wasseratmung über.

Über die Häufigkeit der Luftventilationen (Atmung an der Wasseroberfläche) hat als erster Pauly (576) genauere Beobachtungen angestellt, und zwar an *Lymnaea stagnalis* (I — III) und *Lymnaea auricularia* (IV) Seine Ergebnisse sind:

Dauer der Beobachtung 2^{10} bis 6^{16}.
Inhalt des Aquariums 20 bis 22 l.
Temperatur des Wassers und der Luft 9° R.

Es holt Luft um:

I	2^{25}	4^{06}	4^{21}	5^{10}				
II	2^{34}	3^{07}	3^{50}	4^{31}	5^{03}	5^{43}	6^{03}	6^{16}
III	3^{20}	4^{53}						
IV	5^{40}	6^{04}						

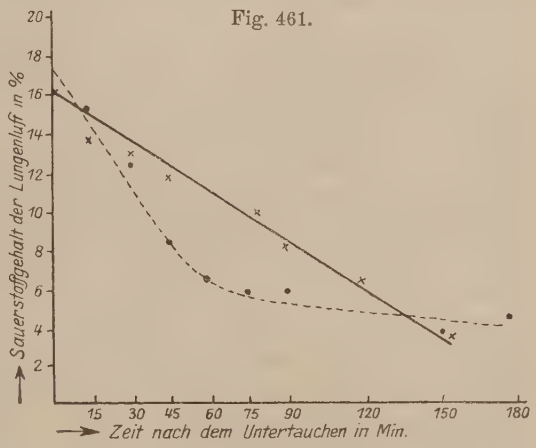
Die Intervalle sind also sehr verschieden; doch sollen sie in erster Linie von den Wegen herrühren, die die Tiere einschlugen, um zur Oberfläche zu gelangen. Zu ähnlichem Resultat kommt Walter (2167), der eine *Lymnaea elodes* während mehrerer Tage beobachtete:

Datum	Dauer der Beobachtung	Zeit der Atmung
5. Juli	9^{15} V bis 12^{35} N	9 : 15 : 0*) — 10 : 16 : 20
	3^{15} N bis 5^{30} N	3 : 38 : 50 — 3 : 40 : 0 — 3 : 40 : 15 — 3 : 40 : 30 — 4 : 9 : 10 4 : 25 : 40 — 4 : 51 : 0 — 4 : 57 : 30 — 5 : 19 : 25
6. Juli	2^{00} N bis 5^{00} N	2 : 14 : 15 — 2 : 14 : 50 — 2 : 15 : 30 — 2 : 21 : 30
7. Juli	8^{15} V bis 10^{00} V	8 : 27 : 45 — 8 : 28 : 50 — 8 : 29 : 10 — 9 : 8 : 5 — 9 : 28 : 45 9 : 53 : 10
	11^{00} V bis 11^{35} V	11 : 17 : 20
8. Juli	10^{00} V bis 11^{30} V	10 : 16 : 30 — 10 : 16 : 50
11. Juli	10^{10} V bis 12^{50} N	11 : 32 : 45 — 11 : 33 : 0 — 11 : 33 : 15
	4^{40} N bis 5^{40} N	5 : 16 : 0
12. Juli	8^{10} V bis 10^{40} V	8 : 34 : 0 — 8 : 53 : 50 — 9 : 3 : 0 — 9 : 14 : 30 — 9 : 39 : 15

*) 9 : 15 : 0 = 9 Uhr, 15 Minuten, 0 Sekunden.

Auch hier variieren also die Intervalle von wenigen Sekunden bis zu Stunden. Die Hauptursache hierfür findet aber Walter nicht in der verschiedenen Länge des Weges oder Aktivität der Tiere, sondern in der Verschiedenheit des Sauerstoffgehaltes. So kamen während einer Beobachtungszeit von 125 Minuten zwei in wärmerem Wasser gehaltene Tiere 14-, bzw. 18 mal zur Oberfläche, während andere in kühlerem Behälter gar nicht oder höchstens 9 mal Luft aufnahmen; Schnecken in frischem Quellwasser kamen während einer Stunde 20 mal, solche in abgekochtem Wasser 44 mal nach oben. Wiedersheim (644) sah *Lymnaea auricularia* erst dann Luft holen, wenn das Wasser älter wurde. Schwartz (2487) stellte experimentell fest, daß *Lymnaea stagnalis* in wasserstoffgesättigtem und mit Wasserstoffatmosphäre überlagertem Wasser lebhafter wurde und öfter zur Wasseroberfläche stieg, während bei Sauerstoffüberschuß eine Art Erschlaffung eintrat. Und endlich sind auch Joels (2366) Angaben hier anzuführen. Nach ihm kam *Lymnaea stagnalis* bei mittlerer Temperatur nur bisweilen an die Oberfläche; bei 25° und 30° saßen fast alle Tiere an der Oberfläche oder gar außerhalb des Wassers. Bei noch höheren Temperaturen (bis 40,4°) verfielen die Tiere in einen todähnlichen Zustand, nachdem krampfhafte Streckungen voraufgegangen waren.

Fig. 461.



Sauerstoffgehalt der Lungenluft von *Planorbis corneus* (————) und *Lymnaea stagnalis* (– – – – –) in Abhängigkeit von der Dauer des Untergetauchtseins. — Nach Hazelhoff aus Jordan.

Zum Zwecke der Luftatmung wölbt die Schnecke, an der Oberfläche des Wassers angekommen, die Decke der Lungenhöhle etwas vor, so daß sie eben außerhalb des Wassers liegt, öffnet das Pneumostom, wobei die entweichende Luft ein klappendes Geräusch verursacht und nimmt neue Luft auf (Ziegeler*). Wie Exspiration und Inspiration bedingt werden, bleibt noch unsicher.

Die Dauer der Luftaufnahme variiert ebenfalls. Walter (2167) beobachtete, das *Lymnaea elodes* die Atemöffnung teils nur Bruchteile von Sekunden, teils bis $1^1/_2$ Minuten offen hielt.

Genauere Angaben über die Mengen verbrauchten Sauerstoffes werden

*) Ziegeler, M., das Leben der Süßwasserschnecken. — Bl. Aquar.-Terrar. Kd. XIV/XV, 1908. (Lit.-Verz. 2721).

weiter unten (S. 996) zur Darstellung kommen. Nur über die allmähliche Abnahme der Sauerstoffmenge innerhalb der Lungenhöhle unter Wasser seien hier Hazelhoff's Untersuchungen (fide Jordan, 2369) erwähnt. Er prüfte bei *Lymnaea stagnalis* und *Planorbis corneus* in gleichen Abständen die Abnahme des Sauerstoffgehaltes (Fig. 461) und fand, daß dieser bei *Planorbis* 150 Minuten lang ganz gleichmäßig absinkt, daß dagegen bei *Lymnaea* der Verbrauch in den ersten 60 Minuten hoch, nach 90 Minuten aber beinahe gleich Null ist. Diese Verschiedenheit ist dadurch bedingt, daß erstere Art im Hämoglobin einen Sauerstoffüberträger hat, letztere aber nicht, so daß in dem einen Fall starke Abhängigkeit, im anderen völlige Unabhängigkeit der Atmung vom Partialdruck vorliegt.

b) Soleoliferen.

Unter den altertümlichen, als Soleoliferen zusammengefaßten Familien der Oncidiiden, Rathouisiiden und Vaginuliden, nähern sich die ersteren in ihren Verhältnissen bei der Atmung den Basommatophoren. Obwohl die Tiere oft von der Flut bedeckt werden, halten sie nach Plate's (2456) Angaben über *Oncidiella coquimbensis*, das Atemloch unter Wasser geschlossen. Nach Joyeux-Laffuie (1191) lebt aber *Oncidiella celtica* fast mehr unter dem Wasser als an der Luft. Über das Verhalten des Pneumostons wird nichts angegeben, nur die Vermutung geäußert, daß diese Tiere unter Wasser reine Hautatmung aufwiesen. Diese Annahme hat viel für sich, vor allem, wenn wir bedenken, daß einige Arten (*Oncidium peroni, O. verruculatum*) dünnhäutige, zum Teil verästelte Anhänge auf dem Rücken tragen.

Den beiden anderen Familien fehlt eine Lunge oder ist (Rathouisiiden), wenn überhaupt funktionsfähig, sehr klein, so daß wir bei beiden eine ausschließliche Hautatmung annehmen dürfen.

c) Stylommatophoren.

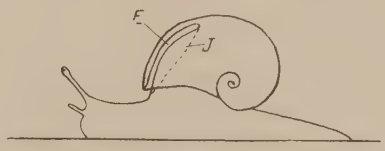
Eine Sonderstellung unter den ausnahmslos luftatmenden Stylommatophoren nehmen die Athoracophoriden (s. Janelliden) hinsichtlich des Baues ihrer Lunge (Büschellunge; Tracheopulmonaten) ein. Plate (959) stellt sich, rein auf Grund der anatomischen Untersuchung, den Luftwechsel innerhalb der Lungenhöhle etwa derart vor, daß die Kontraktion der Mantel-(Rücken-)Muskulatur die Luft in die feinen Atemröhren preßt, die Kontraktion des Diaphragmas dagegen die Exspiration bewirkt. Beides erfolge rhythmisch. Es scheint mir trotz des andersartigen Baues doch kein prinzipieller Unterschied gegenüber den übrigen Stylommatophoren vorzuliegen.

Der Mechanismus der Atmung ist am genauesten von *Helix pomatia* bekannt; er darf ohne viel Bedenken auf alle Gehäuseschnecken übertragen werden. Der bei diesem Vorgang aktive Teil ist die muskulöse Ventralfläche der Lungenhöhle; diese wölbt sich während der Exspiration bei geöffnetem Pneumostom gegen die dorsale Lungenwand. Die Kontraktion des Lungenbodens bedeutet ein Zurückweichen, d. h. eine Vergrößerung

des Raumes und damit Inspiration (Fig. 462), worauf das Atemloch geschlossen wird (Spallanzani, 2505; Imbert, 2361; Meisenheimer, 2026; u. a.).

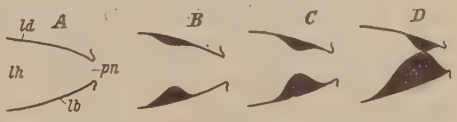
Für die Atembewegung von *Caecilioides acicula* stellte mir Herr W. Wächtler-Leipzig einige sehr interessante Beobachtungen zur Verfügung. Die Exspiration erfolgt aktiv, indem der unmittelbar hinter dem Atemloch gelegene Bezirk des Lungenbodens von hinten nach vorn, d. h. in der Richtung auf das Pneumostom zu, gegen die Lungendecke gedrückt wird; letztere kommt aber gleichsam der Anschwellung des Bodens durch eine ähnliche, nur etwas geringere Verdickung entgegen (Fig. 462a). So entstehen also nach dem Atemloch hin gerichtete, wellenförmige Bewegungen, in deren Verlauf sich das Pneumostom von innen her schließt. Allerdings werden nicht die Außenränder aufeinandergepreßt, sondern es bleibt ein Spalt, der aber nach der Lungenhöhle zu geschlossen ist (Fig. 462a, *D*). Bei Beginn der passiven Inspiration verschwindet plötzlich der Wulst. Der „pulsierende" Bezirk macht etwa $^1/_7$ der gesamten Länge der Lungenhöhle aus, seine größte Breite etwa das Doppelte des Atemlochdurchmessers. Auf eine stets wechselnde Anzahl schnell aufeinanderfolgender Atembewegungen folgt eine oft mehrere Sekunden währende Pause:

Fig. 462.



Mechanismus der Atmung. Kombiniert nach Meisenheimer. — *E* Exspirations-, *J* Inspirationsstellung. — Nach v. Buddenbrock.

Fig. 462a.



Mechanismus der Atmung bei *Caecilioides acicula*; schematische Schnitte. — *lb* Lungenboden; *ld* Lungendecke; *lh* Lungenhöhle; *pn* Pneumostom. — Nach unveröffentlichten Skizzen von W. Wächtler.

Zeit	Temperatur	Intervalle zwischen je 2 Atembewegungen in Sek.
Juli	etwa 21° C	0,9; 1,2; 0,9; 1,3; 1,3; 1,9; 0,9; 2,3; 0,9; 1,8
20. VIII.	etwa 21° C	0,6; 1,1; 1,8; 1,6; 2,5; 11,6; 1,8; 1,0; 0,8; 1,2; 1,0; 1,1; 8,6; 1,2; 0,6; 4,4
20. XII. (Zimmer)	etwa 17° C	1,0; 1,0; 1,0; 0,75; 0,75; 0,9; 0,9; 9,0: 2,0; 5,0; 16,5; 4,0; 13,0: 1,5; 8,0

Bei höheren Temperaturen ist, wie zu erwarten, die Atmung rascher, ebenso bei völligem Strecken des Fußes und beim Kriechen.

Unsicher bleibt der Mechanismus bei den Nacktschnecken, da hier Atembewegungen noch nicht beobachtet worden sind; doch dürfte auch hier dem Diaphragma ein wesentlicher Anteil zuzuschreiben sein, derart, daß die Exspiration aktiv, die Inspiration passiv erfolgt. Auf jeden Fall spielt

hier wie dort das Öffnen und Schließen des Pneumostoms als aktive Ventilation keine Rolle (Schuurmanns-Stekhoven, 2486). Die Exspiration erfolgt mit ziemlicher Gewalt. Schon Spallanzani und Imbert konnten beobachten, daß dabei die Flamme einer Kerze zu flackern beginnt, und nach Braun (2070) läßt sich bei *Helix aperta*, sowie nach Soffel (2166) bei *Cepaea hortensis*, *C. nemoralis* (nicht aber bei *Helix pomatia* und *Arianta arbustorum*) direkt ein Geräusch vernehmen, das Braun als „Zeichen des Unwillens" deuten möchte.

Ebensowenig, wie die Atembewegungen rhythmisch erfolgen, geschieht das auch bei den Bewegungen des Pneumostoms. Spallanzani gibt an, daß bereits Swammerdam das „willkürliche" Spiel der Atemöffnung beobachtet habe, und stellt selbst an verschiedenen Arten (*Agriolimax agrestis*, *Arion empiricorum*, *Limax flavus*, *Limax maximus*, *Helix lusitanica*, *Cepaea nemoralis* u. a.) fest, daß Öffnungs- und Verschlußzeit in keinem Verhältnis zueinander stehen. Ebenso geschieht, nach Imbert, bei *Helix* die Ventilation in unregelmäßigen Intervallen. Williams' (2542) Angaben von *Limax* und *Helix* bleiben etwas unklar; so soll z. B. die Zeit zwischen Öffnen und Schließen 10—15 Minuten betragen, eine Zeit, die ganz zweifellos zu hoch ist. Babàk (2188) fand bei *Arion empiricorum* ein „höchst unregelmäßiges Spiel des Atemloches". Dabei läßt sich die „äußere" Öffnung von der „inneren" unterscheiden, deren Bewegungen oft voneinander ganz unabhängig verlaufen. Die genauesten Angaben aber macht Schuurmanns-Stekhoven (2486) für *Agriolimax agrestis*. Er fand während einer Beobachtungszeit von 30 Minuten bei 18° C und normaler Atmosphäre folgendes:

Atemloch offen	Atemloch zu	Anzahl der Bewegungen	Gesamtzeit des Geschlossenseins der Atemöffnung	Desgl. in % der Beobachtungszeit
—	1′ 38″	14	7′ 53″	26 %
1′ 55″	2′ 58″			
3′ 22″	4′ 32″			
5′ 16″	6′ 50″			
8′ 19″	9′ 30″			
9′ 55″	13′ 30″			
13′ 35″	15′ 35″			
17′ 20″	17′ 55″			
18′ 16″	20′ 18″			
20′ 56″	23′ 42″			
24′ 05″	24′ 20″			
24′ 30″	24′ 52″			
25′ 12″	28′ 19″			
29′ 11″	30′ 20″			

Dieses Resultat, mit denen an anderen Tieren gewonnenen zusammengestellt, zeigt:

Tier	Anzahl der Bewegungen	Gesamtzeit des Geschlossenseins der Atemöffnung	Desgl. in % der Beobachtungszeit; Relative Schließungszeit
A	14	7′ 53″	26,0 %
B 1. Beob.	5	1′ 33″	5,1 %
B 2. Beob.	4	0′ 52″	3,0 %
C 1. Beob.	—	2′ 11″	7,8 %
C 2. Beob.	12	4′ 52″	16,9 %
D	7	1′ 33″	5,1 %

Die Anzahl der Atembewegungen verschiedener Tiere innerhalb einer halben Stunde Beobachtungszeit sind sehr verschieden, ja, auch bei verschiedenen Beobachtungen des gleichen Tieres treten wesentliche Differenzen auf.

Weiter prüfte Schuurmanns-Stekhoven das Verhalten in O_2-freier Atmosphäre und fand:

Nr.	Bewegungen in	Anzahl der Bewegungen	Gesamtzeit des Geschlossenseins der Atemöffnung	Desgl. in % der Beobachtungszeit; Relative Schließungszeit	Durchschnittliche Schließungszeit
AI	30 Minuten	46	11′ 30″	38,33 %	
	den ersten 15 Min.	22	4′ 44″	31,55 %	13,5″
	den zweiten 15 Min.	24	6′ 46″	45,11 %	16,2″
	den ersten 10 Min.	17	3′ 18″	33,00 %	11,6″
	den zweiten 10 Min.	10	3′ 41″	36,90 %	22,0″
	den dritten 10 Min.	19	4′ 35″	42,00 %	14,4″
AII	30 Minuten	39	8′ 21″	27,33 %	
	den ersten 15 Min.	14	3′ 29″	23,22 %	14,9″
	den zweiten 15 Min.	25	4′ 52″	32,44 %	12,7″
BI	30 Minuten	62	24′ 47″	82,61 %	
	den ersten 15 Min.	35	12′ 13″	81,44 %	20,94″
	den zweiten 15 Min.	27	12′ 34″	83,70 %	27,92″
	den ersten 10 Min.	21	8′ 17″	82,83 %	23,66″
	den zweiten 10 Min.	25	8′ 00″	80,00 %	19,20″
	den dritten 10 Min.	16	8′ 30″	83,50 %	31,87″

Ganz ähnliche Ergebnisse lieferten Versuche mit Stickstoffatmosphäre. In beiden Fällen tritt eine Beschleunigung der Pneumostombewegungen ein. Die relativen und durchschnittlichen Schließungszeiten nehmen während der Versuchsdauer zu. Es liegen hier zwei Reaktionen vor:

1. Eine dispnoische Reaktion des Tieres auf Sauerstoffmangel.

2. Eine Reaktion, mittels deren das Tier sich bemüht, den in seiner Lunge befindlichen Sauerstoff festzuhalten; diese Reaktion hat eine Schließung des Atemloches zur Folge.

Erst bei längerer Versuchsdauer nimmt die Zahl der Bewegungen ab, bis schließlich ein dauerndes Offenbleiben des Pneumostoms eintritt. Daß tatsächlich die Änderung des umgebenden Gases die Reaktionen auslöst, geht auch aus Versuchen mit vermindertem Sauerstoffpartialdruck hervor.

Versuchsdauer 30 Minuten; Temperatur 16,5° C

Bewegungen in	Anzahl der Bewegungen	Totalzeit des Schlusses	Desgl. in % der Beobachtungszeit	Durchschnittliche Schließungszeit
	A. 50% Luft + 50% Stickstoff:			
30 Minuten	69	8′ 54″	29,66%	7,73″
den ersten 15 Min.	25	2′ 36″	17,33%	6,24″
den zweiten 15 Min.	44	6′ 18″	42,00%	8,36″
	B. 75% Luft + 25% Stickstoff:			
30 Minuten	34	5′ 00″	16,66%	8,82″
den ersten 15 Min.	14	1′ 58″	13,11%	8,42″
den zweiten 15 Min.	20	3′ 02″	20,22%	9,01″

Die Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit denen bei sauerstofffreier Atmosphäre überein; doch fällt auf, daß hier die durchschnittlichen Schließungszeiten geringer sind, was im Vorhandensein einer gewissen Sauerstoffmenge eine Erklärung findet.

Im Gegensatz zu der O_2-armen Atmosphäre löst abnorm hoher O_2-Gehalt keine Reaktion aus; die Tiere in reiner O_2-Atmosphäre verhalten sich fast genau wie solche in normaler Umgebung.

Bei erhöhten Temperaturen endlich (30° C) atmen einige Tiere nur innerhalb der ersten halben Stunde einige Male; von da an halten sie das Atemloch dauernd offen. Wir dürfen annehmen, daß hier eine dispnoische Reaktion auf inneren Sauerstoffmangel vorliegt.

Nach Abschluß des Manuskriptes erhielt ich noch eine neuere Arbeit von Dahr (2721a*). Er fand, daß *Arion empiricorum* oder *Limax cinereoniger* das Pneumostom fast ständig offen halten, wenn sie in keiner Weise beunruhigt worden sind. Dies gilt sowohl für ruhende wie kriechende Tiere, nur ist in ersterem Falle die Apertur erheblich kleiner als in letzterem. Bei der geringsten Beunruhigung aber wird das Atemloch sofort geschlossen, um je nach der Stärke des Reizes nach längerer oder kürzerer Zeit erst wieder geöffnet zu werden. Ähnlich verhalten sich die Heliciden (*Helix pomatia*). Auch Dahr schreibt der Atemlochbewegung keinerlei Bedeutung für die Ventilation zu. Aber auch jede andere Bewegungserscheinung der Pulmonatenlunge — ein gewisser Formenwechsel, den

*) Dahr, E., Die Atembewegungen der Landpulmonaten. — Acta Univ. Lund, XX, 1924 (Lit.-Verz. 2721a).

die Lunge beim Kriechen erleidet, kann als unwesentlich unberücksichtigt bleiben, da er ruhenden Tieren ja fehlt, — wird von Dahr in Abrede gestellt. Er nimmt deshalb an, daß die Lufterneuerung hauptsächlich auf passive Weise zustande kommt und zwar durch Diffusion zwischen Lunge und Außenwelt. „Die Druckunterschiede, die erforderlich sind, um die nötigen Transporte sowohl von Sauerstoff als auch Kohlensäure durch Diffusion bewirken zu können", hat Dahr für *Arion* mit zwei bis drei Tausendstel einer Atmosphäre berechnet, wobei er die respiratorische Lungenfläche für mittelgroße Tiere mit 6,6 qcm annimmt. Vom physikalischen Standpunkt aus dürfte also wohl ein Gaswechsel nur durch Diffusion möglich sein, da solche geringe Druckunterschiede vorhanden sein dürften. Dazu kommt als zweiter Faktor sicherlich eine „durch Temperaturungleichheiten hervorgerufene Konvektion"; denn schon Spallanzani hat festgestellt, daß die Körpertemperatur der Pulmonaten ein klein wenig höher zu sein pflegt als die Temperatur der Umgebung. Eine Regulation dieser passiven Respiration muß aber doch stattfinden, und eine solche erblickt Dahr in der verschiedenen Apertur des Pneumostoms. Diese aber wird vom Kohlensäuredruck reguliert. Schon einige % CO_2 mehr verursachen eine mehrmals größere Öffnung als unter nomalen Bedingungen (bei mittelgroßen *Arion* bis 10 mm und etwas mehr). Die Erweiterung des Pneumostoms erfolgt nicht nur in dem CO_2-reicheren Medium, sondern auch wenn die innere CO_2-Produktion steigt, z. B. beim Übergang von der Ruhe zur Aktivität, bei erhöhter Temperatur usw. Ob diese Reaktion direkt von der Lunge ausgelöst wird oder ein Blutreflex ist, bleibt dahingestellt.

Bei partiellem oder völligem Sauerstoffmangel nun stellt sich ein rhythmisches Auf- und Zumachen der Lungenöffnung ein. Die relative Schließungszeit, d. i. die Zeit des Geschlossenseins in % der Beobachtungszeit beträgt bei:

	O_2 %	Temp. °C	O_2-Druck	relative Schließungszeit
Arion empiricorum	2	16,5	15,2 mm	76,3 %
	2	17,0	15,2 mm	70,7 %
Limax cinereoniger	12	17,0	91,2 mm	48,4 %
	7	16,0	53,2 mm	78,7 %

Normalerweise ist sie 0 oder fast 0. Dann aber tritt ein aktiver Gasaustausch zwischen Lunge und Außenwelt auf, der einerseits aus frequenten In- und Exspirationen, anderseits aus rhythmischen Kontraktionen der Lungenluft besteht. Die Inspiration wird in der Weise ausgeführt, daß das Tier mit Hilfe des Diaphragmas sich weiter aus dem Gehäuse hervorpreßt, wobei sich das Lumen der Lungenhöhle vergrößert. Die Exspiration kommt dadurch zustande, daß sich das Tier wieder in das Gehäuse zurückzieht. Dahr kommt damit also zu einer Auffassung, die bereits Swammerdam geäußert hat, die aber später von Imbert und Meisen-

heimer nicht anerkannt wurde. Letztere beiden Untersucher haben aber insofern Recht, als ja die aktive Ventilation nach Dahrs Definition nur ein exzeptioneller Zustand ist.

Für die Regulation des Sauerstofftransportes zwischen Hämolymphe und äußerer Atmosphäre ist kaum die Apertur des Pneumostoms von Bedeutung. Die bei gesteigertem Stoffwechsel eintretende Vermehrung der O_2-Diffusion wird hauptsächlich durch eine entsprechende Zunahme des Druckgefälles D (= Druckunterschied zwischen Hämolymphe und äußerer Atmosphäre) bewirkt. Da der O_2-Druck der Atmosphäre konstant bleibt, muß die Änderung von D durch eine Abnahme des O_2-Druckes in der Hämolymphe zustande kommen; doch dürften Schwankungen dieses Druckes innerhalb eines relativ großen Gebietes für die physiologischen Prozesse in den Geweben des Organismus belanglos sein.

Es ist nun kaum zweifelhaft, daß dieses verschiedene Verhalten des Pneumostoms gleichsam nur der äußere Ausdruck innerer Vorgänge ist, d. h. des Betriebsstoffwechsels, zu dessen Erkenntnis eben das Studium der Atmung der wichtigste Weg ist. Ehe wir uns dieser Darstellung zuwenden, sei noch angeführt, das Hesse (2351) die Größe der Lungenfläche von *Helix pomatia* mit 14,01 qcm (maximal 17,64, minimal 9,81) bei 10 Bestimmungen berechnet.

II. Innervation der Atmung.

Über die Atmungszentren der Pulmonaten wissen wir fast nichts. Vulpian (2531) gibt für *Helix pomatia* an, daß nach Vernichtung der Zerebralganglien die Respirationsbewegungen nicht gestört werden. Exstirpation des unteren Schlundganglions (?) bewirkt eine Abschwächung und stört den normalen Verlauf. Yung (1059) konnte die erste Angabe für *Helix pomatia* und *Arion empiricorum* bestätigen. Nach Zerstörung aller Zentren hört auch die Respirationsbewegung auf. Im Gegensatz hierzu gibt Contejean (2253) für *Limax* an, daß das Zerebralganglion das Zentrum der Inspiration sei, während das Zentrum der Exspiration der hintere, obere Teil des subösophagealen Ganglions vorstelle.

Hier bedarf es also erneuter Untersuchungen, um den Widerspruch zu beseitigen.

III. Physiologie der Atmung (Betriebsstoffwechsel).

Angaben über die Atemgröße finden wir schon frühzeitig. Nach Treviranus*) braucht *Limax* pro Stunde 0,27—1,94 ccm O_2, *Helix* 0,27 bis 0,39 ccm O_2. Es leuchtet ein, daß mit solchen Angaben nicht eben viel anzufangen ist. Aber auch Künkel's (546) Berechnung des Luftverbrauches von *Limax flavus* (s. S. 457) ist kaum verwendbar. Erst in neuerer Zeit finden sich genauere Mitteilungen über den

*) Treviranus, G. R., Versuche über das Atemholen der niederen Tiere. — Tiedemann & Treviranus, Zeitschr. Physiol., IV, 1832 (Lit.-Verz. 2722).

a) Grundumsatz verschiedener Pulmonaten.

Tier	Gewicht g	Temperatur °C	R. Q.	O_2 ccm pro Tier u. Stunde	O_2 pro kg und Stunde	Autor
Lymnaea stagnalis	233,0 (ohne Schale)	20	Hunger	0,192	82,3 ccm	Joël (2366)
Agriolimax agrestis	0,183	19,5	gefüttert	0,416	319,0 ccm	Thunberg (2524)
Helix pomatia	115,5	2,5—3,2	Hunger	—	8,97 mg	Hesse (2351)*)
„ „	122,0	13,4—15,6	„	—	42,85 mg	

Diese Angaben besagen eben nicht viel, da die Werte von mancherlei Bedingungen abhängig sind, geben aber doch immerhin einen Anhalt.

b) Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur.

Bereits Spallanzani (2505), Imbert (2361), Gaspard (790) u. a. hatten erkannt, daß ein Zusammenhang zwischen Temperatur und Atmung bestehen müsse, aber erst Vernon (2529) hat für Pulmonaten genauere Versuche angestellt. Er maß bei *Helix pomatia* die CO_2-Ausscheidung in ccm pro kg und Stunde:

	2°	6°	10°	12,5°	15°	17,5°	20°	22,5°	25°	27,5°	30°
I	44	57	84	117	135	159	173	146	155	164	188 ccm
II	30	48	66	81	97	99	156	205	223	243	188 ccm

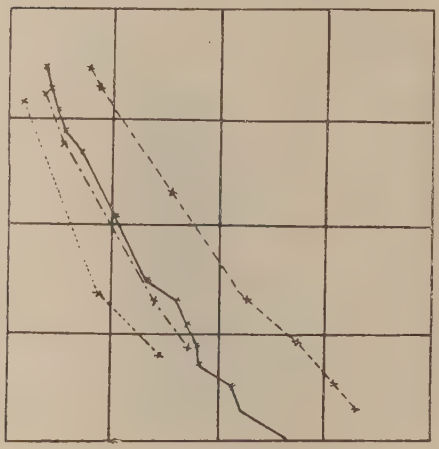
Es findet also ein ziemlich gleichmäßiges Ansteigen der CO_2-Ausscheidung, bzw. des O_2-Verbrauches bis zu 30° statt, wo ein Abfall eintritt, der als Hitzeschädigung gelten darf. Ähnliches stellte Hesse (2351) bei *Helix pomatia* (Fig. 463) fest, deren Verhalten er aber nur bis zu 20° prüfte. Umgekehrt arbeitete Joël (2366) mit *Lymnaea stagnalis* bei Temperaturen über 20°. Die Ergebnisse sind:

I. 40 Stück Weichkörper 93,26 g		II. 33 Stück Weichkörper 76,94 g		III. 34 Stück Weichkörper 79,27 g	
Temp.	O_2 ccm pro 100 g u. 1 Std.	Temp.	O_2 ccm pro 100 g u. 1 Std.	Temp.	O_2 ccm pro 100 g u. 1 Std.
20,50°	8,23	—	—	—	—
25,65°	10,44	—	—	—	—
28,65°	13,51	29,90°	15,69	—	—
31,95°	13,88	32,70°	15,83	—	—
—	—	35,55°	18,78	34,55°	15,40
—	—	—	—	38,10°	29,95
—	—	—	—	40,40°	13,30

*) Hesse's Angaben sind wegen nicht einwandfreier Methodik nicht unbedingt verwendbar.

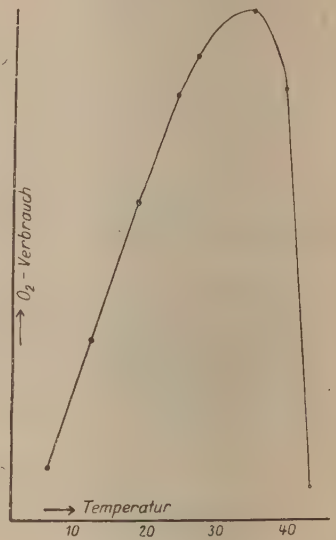
Der jähe Abfall bei 40° kommt natürlich dem Absterben gleich. Bis zu diesem Punkte findet aber ein z. T. sehr rascher Anstieg des O_2-Verbrauches statt. Der Umkehrpunkt liegt hier also bei 38°. Dieser Befund weicht aber von dem erst kürzlich von Pontonié*) an *Lymnaea*

Fig. 463.



Helix pomatia. In mg pro kg-Stunde:
---------- Kohlensäureproduktion } kriechender Tiere
——— Sauerstoffverbrauch }
---------- Kohlensäureproduktion } eingedeckelter Tiere
..... Sauerstoffverbrauch }
Nach Hesse.

Fig. 464.



Abhängigkeit der Atmung der *Lymnaea stagnalis* von der Temperatur. — Nach Potonié aus v. Buddenbrock.

stagnalis festgestellten zum Teil recht ab, doch dürfen die letzteren Angaben wohl als richtiger angesehen werden.

Versuchsdauer; Minuten	mittlere Temperatur °C	O_2-Verbrauch ccm	O_2-Verbrauch für 60 Minuten	Q_{10}	Bemerkungen
60	5	0,72	0,72	—	in der Schale
60	11	2,54	2,54	—	kommen heraus
60	17,5	4,55	4,55	3,08	„ „
30	23	3,02	6,04	1,91	in der Schale
15	26	1,64	6,58	1,61	kommen heraus
15	29,5	1,81	7,24	1,42	ermattet
15	34	1,82	7,28	1,11	hängen heraus
15	38,5	1,53	6,12	0,87	„ „
15	42	1,15	4,60	0,63	„ „

*) Potonié, H. W., Experimentell-kritische Untersuchungen über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur. — Biol. Ztrbl., XLIV, 1924 (Lit.-Verz. 2723).

Der Umkehrpunkt (Fig. 464) liegt hier bei 34°; doch bedeutet er kaum, daß die Tiere bis zu so hohen Temperaturen lebensfähig sind. Vielmehr erkennt man aus den Q_{10}-Werten, daß für *Lymnaea* bei etwa 23° die Grenze der Lebensfähigkeit liegt; dann erschlaffen die Muskeln, bei dauerndem Abfall von Q_{10}. Ob dieser Abfall der Kurve mit der vollständigen Zersetzung eines Atmungsfermentes nach Duclaux*) zusammenfällt oder nur die Folge des Abklingens der Lebenserscheinungen überhaupt ist (v. Buddenbrock), läßt sich zunächst noch nicht entscheiden.

c) Abhängigkeit der Atmung vom Sauerstoffdruck.

Eine Ausnahme von dem Gesetz der Unabhängigkeit der O_2-Aufnahme vom O_2-Druck, das für alle Wirbeltiere, Insekten u. a. gilt, macht unter anderen auch *Agriolimax agrestis* und *Helix pomatia*. Für ersteren stellte Thunberg genauere Untersuchungen an, die sich auf gefütterte Tiere bei 19,5° beziehen.

Zahl d. Tiere	Gewicht	Medium	O_2 ccm pro g u. 30 Min.	R. Q.	Herabsetzung, bzw. Steigerung in %	
6	0,984	Luft	114,0	1,30	47,0	45,0
		$5^1/_4$ % O_2	60,5	1,50		
8	1,299	Luft	125,0	1,00	44,4	
		$5^1/_4$ % O_2	57,5	1,60		
7	1,023	Luft	153,0	0,99	73,7	73,05
		$10^1/_2$ % O_2	102,2	0,99		
4	0,750	Luft	174,3	0,93	72,4	
		$10^1/_2$ % O_2	123,0	1,10		
8	1,717	Luft	150,5	0,97	83,4	86,5
		$15^3/_4$ % O_2	121,9	0,98		
9	1,678	Luft	135,0	0,91	89,6	
		$15^3/_4$ % O_2	115,6	0,95		
6	0,892	Luft	127,6	1,00	120,0	116,6
		50 % O_2	145,0	0,86		
4	0,535	Luft	127,0	1,00	113,5	
		50 % O_2	134,3	0,87		
?	1,239	Luft	113,3	1,00	116,3	
		50 % O_2	123,0	0,91		
4	0,644	Luft	206,5	0,91	122,1	121,8
		96 % O_2	218,5	0,82		
?	0,782	Luft	213,0	0,91	121,0	
		96 % O_2	235,0	0,86		
5	0,920	Luft	134,8	0,91	122,3	
		96 % O_2	146,0	0,85		

*) Duclaux, Traité de microbiologie, Vol. II, 1899 (Lit.-Verz. 2724).

Es erfolgt hier also eine andauernde Steigerung der O_2-Aufnahme auch bei Konzentrationen, die weit über der normalen liegen, d. h. die Tiere können unter normalen Verhältnissen ihr Gewebe nicht mit Sauerstoff sättigen.

Hesses Befunde an *Helix* sind nicht so klar, da bei seinen Versuchen die Temperatur nicht die gleiche ist. Aber auch hier wird eine zunächst auffallende Tatsache deutlich, daß in O_2-armem Medium der respiratorische Quotient steigt, in O_2-reichem dagegen sinkt. Dies zusammen mit der eben festgestellten Ungesättigtheit der Gewebe führt zur Annahme, daß ein Teil des Energiebedarfs durch anoxydative Spaltung gedeckt wird. Das Verhalten des R. Q. zeigt zugleich, daß mit sinkender Sauerstoffatmung die Spaltungsatmung steigt.

d) Abhängigkeit der Atmung von der Arbeit, die der Organismus leistet.

Daß die Atmungsintensität steigen muß, wenn der Organismus eine Arbeit (z. B. Umherkriechen) leistet, ist ziemlich verständlich. Hesse (2351) belegte dies durch Zahlen, indem er den Sauerstoffverbrauch bzw. die CO_2-Ausscheidung kriechender, eingedeckelter und gehemmter *Helix pomatia* verglich. Unter gehemmten Schnecken versteht er solche, die, zum Zurückziehen in die Schale gezwungen, an einem Hervorkommen durch ein Drahtgitter verhindert wurden. Er fand:

	Tier	4°	7°	10°	12,5°	15,5°	18,5°
Sauerstoffverbrauch in mg	kriechend	10,1	18,0	25,5	32,0	44,2	54,8
	gehemmt	8,0	—	—	24,0	35,0	—
	eingedeckelt	4,0	9,9	15,2	20,8	33,7	—
Kohlensäureausscheidung in mg	kriechend	22,0	33,0	43,0	52,4	67,5	82,0
	gehemmt	14,0	—	—	32,0	45,0	—
	eingedeckelt	9,3	15,6	24,4	31,8	43,0	—

Wenn die Werte gehemmter Schnecken denen kriechender näher liegen, so muß einmal berücksichtigt werden, daß diese Tiere versuchten, das Hindernis zu beseitigen, also eine Arbeit leisteten und dann an sich einen intensiveren Stoffwechsel hatten als eingedeckelte Individuen.

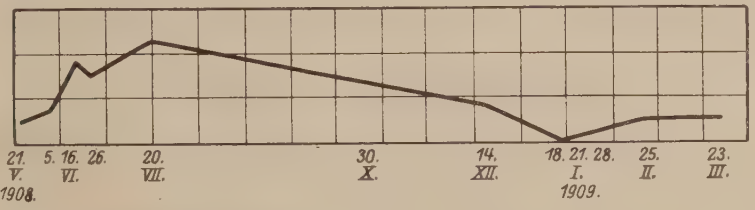
e) Das Oberflächengesetz.

Das Oberflächengesetz von Rubner, daß bei Tieren der gleichen Art (oder bei systematisch einander nahestehenden Tieren) bei gleicher Temperatur der Stoffwechsel proportional der Körpergröße wächst, scheint nach noch unveröffentlichten Versuchen von Liebsch (Angaben aus v. Buddenbrock*) für die Schnecken nicht zu gelten. Er fand folgende Zahlen:

*) Buddenbrock, W. v., Grundriß der vergleichenden Physiologie, Bd. I. — Berlin 1925/26 (Lit.-Verz. 2725).

Tier	Gewicht g	Verhältnis der Massen	Verhältnis der Flächen	O_2-Verbrauch pro Tier ccm	Verhältnis des O_2-Verbrauches	Bemerkung
Chilotrema lapicida	0,621	1	1	38	1	
Cepaea hortensis	1,864	3	2,05	94	2,4	
Helix pomatia	21,215	34	10,5	1188	31	
Chilotrema lapicida	0,596	1	1	39	1	Gewicht mit Schale
Cepaea hortensis	1,992	3,34	2,05	93	2,3	
Helix pomatia	18,687	31,4	9,88	1300	30	
Chilotrema lapicida	0,520	1	1	32,3	1	
Cepaea hortensis	2,130	4,1	2,5	59,4	2	
Helix pomatia	19,872	38,2	11,3	1085	36	
Chilotrema lapicida	0,50	1	1	60	1	Gewicht ohne Schale
Cepaea hortensis	1,75	3,5	2,3	197	3,3	
Helix pomatia	20,65	41,3	11,9	2200	36,6	

Fig. 465.

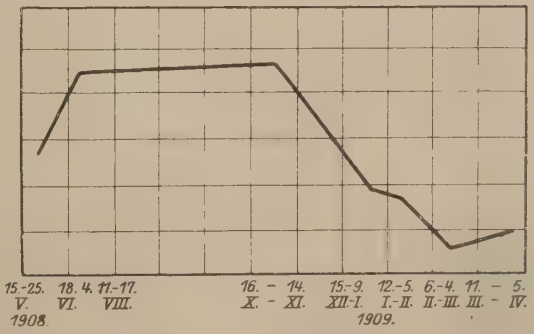


Kohlensäureproduktion von *Helix pomatia*. — Nach Bellion.

f) Atmung während des Winterschlafes.

Bellion*) prüfte die CO_2-Abgabe und fand, daß sich diese während des Winterschlafes sehr verringerte (Fig. 465). Ebenso war der respiratorische Quotient wesentlich geringer als beim wachen Tier (Fig. 466). Die ab-

Fig. 466.



Helix pomatia. Kurve des respiratorischen Quotienten. Nach Bellion.

*) Bellion, M., Recherches expérimentales sur l'hibernation de l'Escargot (*Helix pomatia* L.). — Ann. Univ. Lyon, (N. S.) XXVII, 1909 (Lit.-Verz. 2726).

nehmende CO_2-Ausscheidung beruht aber nicht auf einer entsprechenden Herabsetzung des Stoffwechsels, sondern auf einer Anhäufung der Kohlensäure im Gewebe, wie es schon Dubois*) für *Helix* fand. Er bestimmte den Gehalt an CO_2 auf 100 g Tiergewicht bei einem wachen Tier mit 0,84 ccm, bei einer Winterschnecke aber mit 2,2 ccm. Bellion gab für 50 g Tier im Sommer etwa 4 ccm O_2, im Winter etwa 2 ccm an. Auf Grund dieser Ergebnisse schloß Dubois, daß die Anhäufung von CO_2 die Ursache des Winterschlafes sei, daß es sich also um eine Art Autonarkose handele. Schuurmans-Stekhoven (2486) suchte nun neuerdings festzustellen, ob nicht als Ursache hierfür das Epiphragma anzusehen sei. Er fand zunächst, daß der Deckel den O_2-Versuch stark vermindert:

Temp. C°	Mittelwert O_2 ccm pro 100 g Tier u. 1 Stunde		
	Epiphragma vorhanden	Epiphragma durchbohrt	Epiphragma entfernt
10—11	0,66909	1,2949	2,2251

Weiter aber prüfte er den Sauerstoffverbrauch bei höheren Temperaturen:

Temp.	O_2-Verbrauch in ccm pro 100 g und Stunde		Temp.
25°	schlafend 1,8267	wachend 6,1986	25°
11°	schlafend 0,66909	schlafend 1,8267	25°
11°	wachend 2,2251	wachend 6,1986	25°

In allen Fällen verhalten sich die Zahlen etwa wie 1 : 3.

Die Wärme ist also nach allem einer der Reize, welcher die Tiere aus dem Winterschlaf wecken kann. Sie befördert eine Diffusion der Kohlensäure durch das Epiphragma nach außen, was eine größere Sauerstoffzufuhr bedingt. Es wird deutlich, daß das Epiphragma den Winterschlaf gleichsam bedingt. Durch dieses wird ein bestimmtes Quantum Luft in der Schale von der Außenwelt abgeschlossen. Allmählich wird der Sauerstoff durch die bei der Atmung entstandene Kohlensäure ersetzt. Ein erneuter Sauerstoffzutritt wird durch das Epiphragma sehr erschwert, und die das Tier umgebende, an CO_2 reiche Atmosphäre hält den nunmehr eintretenden Zustand des Winterschlafes aufrecht, bis eben Erwärmung die CO_2-Narkose zu lösen beginnt.

*) Dubois, R., Sur le sommeil hivernal chez les Invertébrés. — Ann. Soc. Linn. Lyon, 1900 (Lit.-Verz. 2727).

Hautatmung.

Daß bei Stylommatophoren ebenso wie bei Basommatophoren die Hautatmung an der Sauerstoffaufnahme teilhat, wird allgemein angenommen; aber erst Schuurmans-Stekhoven (2486) sucht zahlenmäßig den Anteil der Hautatmung am Gesamtgaswechsel festzustellen. Die Lungenhöhle von *Agriolimax agrestis* wurde mit Paraffin ausgefüllt und so der Gasaustausch dort unterbunden. Mit Berücksichtigung der Kontrolltiere ergab sich folgendes Resultat:

O_2 ccm pro 100 g Tier in 1 Stunde		
Tier mit Lunge	Tier ohne Lunge	Proz. der Hautatmung
3,4971	0,9814	28,06
3,6167	1,9910	55,05
6,0624	3,4587	57,04
5,2456	2,9870	56,94

Auf die Haut entfällt also etwa die Hälfte der Sauerstoffaufnahme, ein Wert, der sich bei Tieren mit äußerer Schale etwas verringern dürfte.

C. Physiologie des Stoffwechsels.

I. Aufnahme und Assimilation der Nahrung.

1. Die Nahrung.

a) Feste Nahrungsstoffe.

Die Angaben, die Simroth über die Nahrung gemacht hat (s. S. 362ff.) können fast unverändert hier übernommen werden. Irgendwelche neueren Arbeiten, die sich speziell mit diesen Fragen abgeben, existieren nicht, und gelegentlich mitgeteilte Beobachtungen bringen nichts prinzipiell Neues. Es gilt auch heute noch, daß die Mehrzahl der Pulmonaten phytophag ist oder, wie meist — wenn auch nicht ganz exakt — gesagt wird, herbivor. Simroth zeigt ja schon, daß gewisse Arten fast rein herbivor sind, aber daß sie selbst oder nächstverwandte Formen auch Algen und Flechten nachgehen. Als karnivor können die Raublungenschnecken gelten, die oft als allerdings künstliche Gruppe der *Agnatha* s. lat. zusammengefaßt werden. Daß auch normalerweise Pflanzennahrung nehmende Formen Fleischkost nicht verschmähen, ist bekannt.

Von den Soleoliferen sind die Rathouisiiden, soweit bisher bekannt, karnivor; doch füllt, nach Simroth, *Atopos* den Magen- und Lebersack mit Pflanzenmoder. Fraglich bleibt dabei, ob letzterer nicht nur zufällig bei der Aufnahme kleinerer Würmer mit in den Darm gelangt ist. Die Oncidiiden dürften fast ausnahmslos Sand- bzw. Algenfresser sein; doch nehmen die landbewohnenden Formen wohl auch Mulm und Humus auf. Für die Vaginuliden endlich habe ich (2359) kürzlich die Angaben der

Literatur zusammenzustellen versucht. Danach sind diese Formen im wesentlichen herbivor oder allgemein phytophag. Nach Vosseler (1175) enthalten die Exkremente sowohl grüne Pflanzenteile als auch vermoderte. Hierzu stimmen Standortsangaben, auf Sträuchern usw., sowie direkte Beobachtungen verschiedener Autoren, nach denen Vaginuliden Kräuter, Kohlarten, Tabakblätter u. a. m. fressen. Daß auch Früchte nicht verschmäht werden, gibt schon Dall*) an, nach dem die Tiere Tomaten bis auf die Schale ausfressen. Ganz kürzlich erhielt ich aus Basel eine Vaginulide (*Leidyula occidentalis*), die in einer aus Jamaica stammenden Banane lebend gefunden worden war.

Die Basommatophoren sind wohl größtenteils Sand- und besonders Algenfresser, und jeder Aquarienliebhaber weiß, daß schon eine *Lymnaea* genügt, um die Glaswände von dem lästigen Algenüberzug freizuhalten. Fehlt Algennahrung, so werden tote und schließlich lebende Pflanzenteile, ja selbst Fleisch angegangen; doch dürften rein herbivore Arten ebenso fehlen wie rein karnivore. Daß sich bei unseren einheimischen Süßwasserpulmonaten die Art der Nahrung, ja sogar der wechselnden Nahrung (z. B. bei *Lymnaea stagnalis*) aus der Form der Radulazähne erkennen läßt, hat Heidermanns (2680) gezeigt (s. S. 878).

Am verschiedenartigsten verhalten sich endlich der Nahrung gegenüber die Stylommatophoren. Algen, Flechten, Pilze, Blätter, Früchte und Fleisch wird bald allein, bald nebeneinander als Futter angenommen. Dabei ist noch bemerkenswert, daß manche Arten, die im Freien, wie es scheint, fast Spezialisten sind, in der Gefangenschaft ganz andere Nahrung verzehren. Am eingehendsten berichtet hierüber Künkel (2119) auf Grund seiner vieljährigen Züchtungsversuche. „Alle Nacktschnecken, auch jene, die reine Pilz- oder Fleischfresser sein sollen, verzehren gern: zarten Kopfsalat, frische, saftige gelbe Rüben, Wirsing und Makkaroni.“ Im einzelnen wird angegeben:

Arion empiricorum: außer den genannten Pflanzen noch Obst, Blüten vom Löwenzahn, zertretene Käfer sowie tote Nackt- und lebende Gehäuseschnecken. Junge Tiere krochen in die Gehäuse von *Arianta arbustorum* und fraßen die lebenden Tiere an und aus.

Arion subfuscus: entgegen der Ansicht der Autoren, daß diese Art ein reiner Pilzfresser sei, wurde sie von Künkel nur mit Kopfsalat, gelben Rüben oder Makkaroni ernährt und zeigte keinerlei Kümmerform.

Arion minimus: Salat, Rüben; also ebensowenig Pilzspezialist.

Arion bourguignati: Obst; als erwachsene Tiere auch tote *Agriolimax* oder *Arianta arbustorum.*

Limax cinereoniger: Salat, Rüben, Makkaroni (im Freien Pilze und Flechten).

Limax cinereus: lebende und tote Nacktschnecken; bei letzterer Kost erhielt Künkel ganz besonders große Individuen.

Limax tenellus: Salat, Rüben, Wirsing, Makkaroni; nach der sonstigen Literatur reiner Pilzfresser.

*) Dall, W. H., Instructions for collecting Mollusks and other useful hints for the Conchologist. — Bull. U. S. Nat. Mus. Washington, 1892 (Lit.-Verz. 2728).

Agriolimax agrestis: Gemüse, Getreide, Tabakblätter, auch tote und selbst lebende Nacktschnecken.

Amalia marginata: Salat, Wirsing, aber nie Fleisch, entgegen manchen Literaturangaben, auch nicht bei Vorenthaltung pflanzlicher Kost.

Campylaeen und *Arianta arbustorum* wurden wie die Nacktschnecken gefüttert. *Helix pomatia* fraß auch mit Vorliebe Kohlblätter, Löwenzahn und Brennesseln. Bemerkenswert ist, daß die Brennesselnahrung für das Gedeihen der jungen *Helix pomatia* wesentlich ist; frisch geschlüpfte Tiere, denen diese Pflanze vorenthalten wurde, blieben merklich im Wachstum und in der Schalenbildung hinter den anderen zurück. Aber auch erwachsene Tiere vermögen ohne Brennesselfutter keine oder nur dünne Epiphragmen zu bilden.

Wenn also auch viele Arten in der Gefangenschaft fast omnivor sind, so ist damit natürlich nicht gesagt, daß sie im Freien tatsächlich nicht mehr oder weniger spezialisiert sind, besonders für Pilze. Immerhin darf man aber aus Künkel's Versuchen doch so viel vermuten, daß manche der Arten in der freien Natur eben nur deshalb „Spezialisten" sind, weil ihnen anderes nicht oder nur ungenügend zur Verfügung steht. Daß zudem viele Pflanzen mit wirksamen Schutzmaßnahmen gegen die eine oder andere der Schnecken ausgerüstet sind, haben ja Stahls Untersuchungen klargelegt (618/619), so daß also eine Auswahl noch geringer werden kann.

b) Wasser.

Die in den festen Nahrungsstoffen enthaltene Wassermenge genügt allein nicht, um die Tiere am Leben zu erhalten. Der Wasserverlust durch Schleimabgabe und Verdunstung an der Körperoberfläche kann besonders bei Trockenheit so hohe Beträge erreichen, daß die Schnecken auf anderem Wege den Wasservorrat ergänzen müssen, um ihre volle Lebenstätigkeit entfalten zu können. Nach starker Austrocknung ist das Tier nicht mehr fähig, trotz Hungers Nahrung aufzunehmen oder zu verdauen, da sämtliche Drüsensekrete zähflüssig oder gar fest werden. Erst nach einer Wasseraufnahme ist ein erneutes Fressen möglich.

c) Kalk.

Auch der mit der gewöhnlichen pflanzlichen Nahrung allein aufgenommene Kalk genügt nicht, wie schon länger bekannt ist (Lang 550); die Schnecken wachsen dann nur langsam, und die Sterblichkeit ist groß. Sie entnehmen die nötigen Kalkmengen, indem sie Kalkstein, fremde Schneckengehäuse, Eischalen u. a. benagen.

2. Nahrungsmenge.

Die Gefräßigkeit der Schnecken ist genugsam bekannt. Stahl (618) stellte fest, daß die frisch eingesammelten omnivoren Arten sich fast stets „in einem mehr oder weniger ausgehungerten Zustand befinden, selbst dann, wenn ihnen durch feuchte Witterung günstige Bedingungen für die Nahrungsaufnahme geboten gewesen waren. Bekommen solche Tiere eine für sie

geeignete Nahrung, so setzen sie ihre Freßtätigkeit mit geringen Pausen die ganze Nacht hindurch fort.“ Die folgende Tabelle zeigt, welche erheblichen Mengen von einer Schnecke in einem bestimmten Zeitraum gefressen werden können:

Tier	Zeit	Menge	Teil des Körpergewichtes	Art der Nahrung	Bemerkung	Autor
Helix pomatia	3 Std.	—	$^1/_8$	Kohl	nach 3-wöchentl. Fasten	Yung (1059)
Helix pomatia	am 1. Tag	1,6 g	$^1/_{13}$	Kartoffelscheiben	frisch eingesammelt	Stahl (618)
	am 2. Tag	0,6 g	$^1/_{35}$		—	
Helix pomatia	am 1. Tag	1,5 g	—	Möhre	frisch eingesammelt	„
	am 2. Tag	0,75 g	—		—	
Cepaea hortensis	am 1. Tag	1 dcg	$^1/_{17}$	Möhre, Salat	frisch eingesammelt	„
	am 2. Tag	kaum wägbar	—		—	
Arion empiricorum	am 1. Tag	4,5 g	$^1/_4$	Kartoffel	frisch eingesammelt	„
	am 2. Tag	2,6 g	$^1/_8$		—	
Agriolimax agrestis	am 1. Tag	0,15 g	$^1/_3$	Kürbis	frisch eingesammelt	„
	am 2. Tag	0,05 g	$^1/_9$		—	
Glandina guttata	10-15 Min.	Schnecke gleicher Größe	$^1/_1$	Schnecke	—	Vayssière (2170)

Anders freilich fallen die Versuche aus, wenn man den Tieren nicht solche zarte Teile von Kulturpflanzen gibt, sondern Pflanzen ihrer Heimatstandorte, die ihnen wegen der Säftebeschaffenheit nicht behagen oder ihnen aus mechanischen Ursachen schwer zugänglich sind. So fand Stahl, daß 10 frisch gesammelte *Cepaea hortensis*, denen junge Haselnußzweige vorgelegt wurden, auch nach zwei Tagen nur spärliche Löcher in die Blätter gefressen hatten, so daß kaum eine Gewichtsabnahme zu konstatieren war. Ebenso nimmt *Helix pomatia* in Gefangenschaft junge Blätter und Triebe des Weinstockes nur in Ermangelung eines besseren an. So erklärt sich eben, daß die Schnecken fast stets hungrig sind. Wenn dann gleichwohl z. B. durch *Helix pomatia* im Frühjahr oft beträchtlicher Schaden in den Weinbergen angerichtet wird, so ist, abgesehen von der oft sehr großen Zahl der Tiere, besonders der Mangel jeglicher anderer geeigneter Nahrung hierzu die Ursache.

Über die Menge des Wassers, die mehr oder weniger ausgetrocknete Schnecken aufnehmen, machen Kühn (2116) und besonders Künkel (2119) genauere Angaben. Die Aufnahme des Wassers erfolgt, wie wir noch sehen werden, durch die Haut und durch den Mund. Nun gelangt zwar nach Künkel's Untersuchungen das durch die Haut aufgenommene Wasser nicht in das Blut, d. h. also wird nicht in den Stoffwechselkreislauf aufgenommen, wenigstens nicht direkt. Wenn also auch dieses Wasser nicht eigentlich als Nahrungsstoff im weiteren Sinne gelten kann, so mag es dennoch hier mit behandelt werden, da es ja zweifellos für die Lebensfähigkeit der Tiere wesentlich ist. Künkel beträufelte Nacktschnecken und stellte fest, daß sie durch die Aufnahme von Wasser durch die Haut einen Gewichtszunahme von 37—74% erfahren und wasserarme Schnecken mehr Wasser aufnehmen als solche mit höherem Wassergehalt. Für die Gehäuseschnecken mag die folgende Tabelle die Resultate zeigen:

Nr.	Tier	Gewicht der Schnecke vor der Beträufelung	Gewicht der Schnecke nach der Beträufelung	Gewicht des Gehäuses	Gewicht des nackten Körpers vor der Beträufelung	Dauer des Versuches in Stunden	Durch die Haut aufgenommenes Wasser	Durch die Haut aufgenommenes Wasser in % bezogen auf Schnecke mit Schale	Durch die Haut aufgenommenes Wasser in % bezogen auf Schnecke ohne Schale
		g	g	g	g		g		
1	*Arianta arbustorum*	1,695	1,920	0,490	1,205	0^{15}	0,225	13,27	18,67
2		1,660	2,205	0,390	1,270	1	0,545	32,83	43,00
3		1,860	2,540	0,420	1,440	1	0,680	36,56	47,22
4		2,137	2,905	0,580	1,557	1	0,768	35,93	49,36
5		2,182	2,925	0,420	1,762	1	0,743	34,05	42,16
6		1,750	2,541	0,492	1,258	2	0,791	45,20	62,88
7		1,840	2,804	0,430	1,410	2	0,964	52,40	68,36
8	*Cepaea hortensis*	2,272	2,570	0,620	1,652	0^{15}	0,298	13,11	18,04
9	*Helix pomatia*	21,903	24,915	6,065	15,838	0^{45}	3,012	13,75	19,02
10		28,890	35,815	5,085	23,805	1^{30}	6,925	23,97	29,09
11		18,214	23,710	4,100	14,114	1^{30}	5,496	30,20	38,94
12		21,340	30,440	5,870	15,470	2	9,100	42,64	58,82
13		16,110	20,880	4,658	11,452	2	4,770	29,60	41,65
14		16,480	22,610	3,890	12,910	2^{45}	6,130	36,48	47,48
15		14,902	21,750	4,490	10,412	3	6,848	45,95	65,77

Man erkennt zugleich hieraus, daß eine größere (schwerere) Schnecke, absolut genommen, mehr Wasser durch die Haut einsaugt als eine kleinere derselben Art, vorausgesetzt, daß beide etwa gleich stark ausgetrocknet waren (vgl. Tier 2—5). Weiter wird in der ersten Stunde immer mehr Wasser aufgenommen als in der zweiten (vgl. Tier 6 und 7 mit 2—5). Nach $2^1/_2$ Stunden ist der Sättigungspunkt erreicht. Auch bei den Gehäuseschnecken ist die Wassermenge vom Wassergehalt der Tiere abhängig.

Kühn, der eine andere Versuchstechnik (Operation zur Ausschaltung der Wasseraufnahme durch den Mund) anwandte, fand geringere Werte; das durch die Haut aufgenommene Wasser betrug hier nur 7,4 bis 19,9% des Gewichtes, das die Schnecken vor der Wasserzufuhr hatten.

Noch erheblicher sind die Wassermengen, die durch den Mund aufgenommen werden. Natürlich leuchtet ohne weiteres ein, daß diese Mengen von dem Wassergehalt abhängig sind, den die Tiere vor der Tränkung besitzen. Aus Künkel's Versuchstabellen seien einige Ergebnisse im folgenden zusammengestellt:

A. Nacktschnecken:

Tier	Gewicht der Schnecke in		Getrunkenes Wasser in	
	wasserarmen	getränkten		
	g	g	g	% der wasserarmen Schnecke
Limax tenellus	0,270	0,855	0,485	142,59
„ „	0,160	0,850	0,690	431,25
Limax arborum	0,240	0,945	0,705	293,75
Limax flavus	1,510	4,060	2,550	168,87
„ „	1,590	4,920	3,330	209,43
Limax cinereus	1,790	4,800	3,010	168,16
„ „	1,790	6,100	4,310	240,78
Limax cinereoniger	5,610	13,610	8,000	142,60
„ „	5,610	14,650	9,040	161,14
Agriolimax agrestis	0,175	0,405	0,230	131,43
„ „	0,160	0,460	0,300	187,50
Arion empiricorum	3,890	9,400	5,510	141,64
„ „	2,530	6,680	4,150	164,03

Das durch den Mund aufgenommene Wasser betrug das 1,6—4,3fache des Körpergewichtes.

B. Gehäuseschnecken.

Tier	Zeit des Hungerns und Dürstens in Tagen	Gewicht (vor dem Trinken) der Schnecke	des Gehäuses	des unbeschalten Körpers	Getrunkenes Wasser in	% der beschalten wasserarmen Schnecke	% der unbeschalten wasserarmen Schnecke
		g	g	g	g		
Helix pomatia	285	9,090	2,890	6,200	5,780	63,58	93,22
„ „	40	4,365	1,110	3,255	2,405	55,09	73,88
Cepaea nemoralis	214	2,460	0,757	1,703	1,200	48,78	70,46
„ „	56	2,110	0,740	1,370	1,170	55,44	85,40
Buliminus detritus	238	0,472	0,225	0,247	0,190	40,25	76,09
„ „	30	0,664	0,261	0,403	0,156	23,49	38,71
Chilotrema lapicida	317	0,387	0,140	0,247	0,153	39,50	61,94
Arianta arbustorum	9	2,040	0,457	1,583	0,710	34,80	44,85
„ „	30	1,210	0,305	0,905	0,890	73,55	98,34
Succinea putris	7	0,270	0,056	0,214	0,272	100,74	127,10
„ „	6	0,700	0,056	0,644	0,460	65,71	71,42

Auffallend ist die große Menge des getrunkenen Wassers bei *Succinea putris*, wo sie das 1,27fache des Körpergewichtes beträgt. Bei allen anderen bleibt die Menge unter dem Gewicht des Tieres (das 0,76—0,98fache). Die Nacktschnecken nehmen also mehr Wasser zu sich als die Gehäuseschnecken.

Im Vergleich zu der durch die Haut aufgenommenen Wassermenge nehmen durch den Mund

die Nacktschnecken 2—6mal
die Gehäuseschnecken $1^1/_2$mal
} so viel Wasser auf.

3. Nahrungsaufnahme.

a) feste Stoffe.

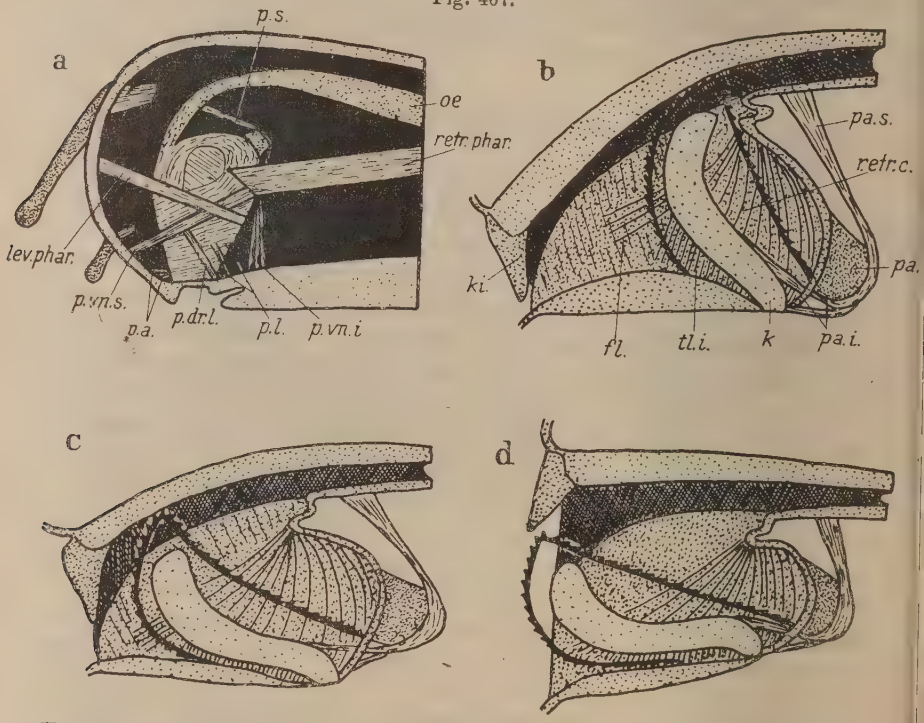
Daß die Aufnahme der Nahrung mit Hilfe von Kiefer und Radula erfolgt, ist ebenso bekannt wie die Tatsache, daß dabei die Muskeln des Pharynx eine wichtige Rolle spielen. Freilich in welcher Weise diese mitunter sehr zahlreichen Muskeln miteinander oder nacheinander arbeiten, ist weniger klar. Zwar haben fast alle Autoren, die sich mit dem morphologischen Aufbau des Schlundkopfes beschäftigen, sich auch ein Bild über die Physiologie zu machen gesucht, schon allein wenn sie die verschiedenen Muskeln mit Namen belegten. Aber durchgreifend hat wohl erst Trappmann (2525) die Frage behandelt. Seine Befunde an *Helix pomatia* dürften im wesentlichen für alle Pulmonaten mit Ausnahme der Raublungenschnecken gelten. So mögen also seine Ausführungen hier Platz finden.

„Hat *Helix pomatia* mit Hilfe ihrer Tentakeln Nahrung gefunden, so beginnt sie ... sofort mit der Nahrungsaufnahme. Durch Kontraktion der Protraktoren und des Levator pharyngis wird der Pharynx in der Kopfhöhle nach vorn gezogen. Der besonders starke Levator pharyngis bewirkt dabei fast eine senkrechte Stellung des Pharynx zur Fußsohle, so daß der Kopf der Schnecke an Höhe sehr zunimmt (Fig. 467 a). Der Levator labii externi zieht das „äußere Lippenpaar“ oder die Lippententakeln zur Seite, damit der Kiefer mit dem über der Kieferleiste befindlichen Mundpapillen und der unter ihr sitzenden T-förmigen Mundöffnung frei wird ....“

„Den Hauptfaktor beim Fressen bildet natürlich der Zungenknorpel mit der ihn überspannenden Radula. Durch die zwischen den beiden Knorpelstücken auf der Pharynxunterseite in den Schlundkopf einmündenden Pharynxarterie (Fig. 357, *ab*; S. 897), wird Blut in den zwischen Knorpel und elastischer Membran befindlichen Hohlraum gepreßt. Die elastische Membran und die ihr aufsitzende Radula werden so durch Blutdruck prall gespannt. ... Eine Bewegung des gespannten Zungenapparates geschieht durch die Bewegung des Knorpels. Der Knorpel arbeitet als einarmiger Hebel; sein Drehpunkt ist seine untere Kante, die Knorpelbasis, die infolge des Zusammenarbeitens des Protraktor ventralis superior (Zug oralwärts), des Protraktor ventralis inferior (Zug ventralwärts) und des Retraktor

pharyngis (Zug kaudalwärts) festgelegt ist (Fig. 467a). Die Angriffspunkte der Kraft sind die Ansatzstellen der den Knorpel bewegenden Muskeln; am freien Knorpelende greift die Last an. Als Muskeln kommen die am Knorpel ansetzenden Muskeln in Betracht, weniger die an der elastischen Membran inserierenden Tensores inferiores, der Tensor superior medius und die Tensores laterales superiores —, sie sorgen besonders für ein

Fig. 467.



Helix pomatia. Stellungen des Pharynx und des Radulaapparates beim Fressen. a) Freßstellung des Pharynx in der Körperhöhle; b—d) verschiedene Stellungen des Zungenknorpels und der Radula im Pharynx. — *fl.* Musculus flexor; *k* Knorpel; *ki.* Kiefer; *lev. phar.* Musculus levator pharyngis; *oe* Oesophagus; *pa.* Radulapapille; *p. a.* M. protractores anteriores; *pa. i.* (s.) M. papillaris inferior (superior); *p. dr. l.* M. protractor dorsalis lateralis; *p. l.* M. protractor. laterales; *p. vn. i.* (s.) M. protractor ventralis inferior (superior); *retr. c.* Knorpelretractor; *retr. phar.* Pharynxretraktor; *tl. i.* M. tensores laterales inferiores. — Nach Trappmann.

straffes Gespanntsein der ‚elastischen Membran' und der dieser aufsitzenden Radula auf dem Knorpel, — als vielmehr der Flexor, die Tensores laterales inferiores und die zur kleinen Epithelfalte aufsteigenden Ringmuskelfasern (Fig. 467 b—d)."

„Unter Kontraktion der Längsmuskeln, der die Längsachse des Pharynx verkürzt, beugen der Flexor und die Tensores laterales inferiores die Zunge nach vorn. Die der scharfen Kante des zurückgeschlagenen Knorpels

aufsitzende Zähnchenreihe der Radula ergreift die Nahrung und reißt ein Stück derselben bei der Rückdrehung der Zunge durch Pressen gegen den nur passiv wirkenden Kiefer ab."

Etwas genauer geht Amaudrut (2728a*) auf diesen Teil des Freßaktes bei *Lymnaea* ein. Der Kiefer wird auf das zu fressende Blatt gestemmt, während die Radula unter das Blatt gebracht wird, so daß dieses nunmehr zwischen Zungenspitze (unten) und Kiefer (oben) eingeklemmt ist. Nun werden beide Organe wieder nach hinten bewegt, wobei das Blatt ein Stückchen in den Mund gezogen wird. Da sich nun die Radula viel weiter nach hinten dreht als der Kiefer, so werden die Zähnchen, deren Spitzen in das Blattfleisch eingedrungen sind, nach Stillstand des Kiefers, der das Blatt festhält, aus dem Blatt kleine Stückchen herausreißen. Trappmann schildert weiter: „Bei der Rückdrehung erschlafft die Längsmuskulatur mit den vorwärtsbeugenden Muskeln, die Ringmuskulatur schließt als Mundsphinkter den Mund, und ihre Kontraktion läuft vom Munde nach hinten weiter, immer den Zungenknorpel mit der durch den allseitigen Druck zusammengeballten Nahrung vor sich her treibend. Aber der Knorpel hat auch eine selbständige Rückwärtsbewegungsmöglichkeit durch Zug: die von der Knorpelnaht nach hinten und oben steigenden Fasern der Ringmuskelschicht (Fig. 467; *retr. c.*) haben, da sie durch die Vorwärtsdrehung des Knorpels sich der Richtung der Pharynxachse nähern, eine sehr große Kraft, mit der sie den Knorpel zurückziehen; sie können daher wohl als ‚Knorpelretraktoren' bezeichnet werden."

Der Tensor superior medius und die Tensores laterales superiores haben nur eine spannende Tätigkeit, ihre aktive Zugkraft, mit der sie an der elastischen Membran ziehen, kann für die Rückwärtsbewegung des Knorpels durchaus nicht in Betracht kommen, da diese Muskeln am Knorpel selbst ihre Insertionspunkte haben. Daß sie wesentlich stärker sind als ihre Antagonisten, die Tensores inferiores, ist erklärlich, haben sie doch bei der Rückdrehung der einen großen Nahrungsballen vor sich herschiebenden Radula die nötige Festigkeit zu verleihen."

„Die ‚elastische Membran' und die Radula bilden in ihrem ganzen Verlauf ein festes Gefüge, so daß beim Vorwärtsgleiten des Zungenapparates die Papille sich dem Ösophagus nähert, beim Zurückdrehen des Knorpels die Radulascheide aber wieder nach unten geht (Fig. 467 b—d). Außerdem kontrahieren sich bei der letzteren Bewegung der Zungenscheide die Papillarmuskeln, und zwar zieht der ‚untere' die Papille samt dem Musculus papillaris superior zum Knorpel, während der ‚obere' seinerseits durch Kontraktion auch noch an der unteren Wand des Ösophagus zieht und dessen Öffnung zum Mund hin erweitert; die Öffnung des Ösophagus wird also sowohl durch die Drehung der Radula als auch durch Kontraktion beider Papillarmuskeln erreicht."

*) Amaudrut, A., La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. — Ann. Sci. Nat. Zool. Paris, (8) VII, 1898 (Lit.-Verz. 2728a).

„Der geöffnete Ösophagus wird von den von der Pharynxdecke zum Ösophagus ziehenden Längsmuskeln durch Kontraktion nach vorn gezogen, so daß die Radula, wenn sie ihre ganze Drehung vollendet hat, gerade vor die Öffnung des Ösophagus stößt und den Nahrungsballen in ihn hineinschieben kann, wo er dann durch die peristaltischen Bewegungen der Ring- und Längsmuskulatur des Verdauungstraktus weiter befördert wird. Die Gaumenplatte schützt die große zur Radulapapille führende Epithelfalte vor eindringenden Fremdkörpern."

Fig. 468.

Testacella haliotidea von der rechten Seite mit ausgestülptem Pharynx (*ph*); *r* Radula; *c* Mündungsstelle des Pharynx in den Oesophagus. — Nach Lacaze-Duthiers.

Die Nahrung wird also, entgegen der Ansicht von Semper (993) und Hanitsch (816), im Pharynx nicht zerkleinert.

Wenn nun auch, wie erwähnt, der Freßakt bei den meisten Stylommatophoren im Prinzip in ähnlicher Weise vor sich gehen wird, so werden doch gewisse Differenzen auftreten. Darauf deutet nach Simroth (s. S. 331) die verschiedene Richtung des Winkels, den die Radulahälften miteinander bilden. Sterki (622) gibt an, daß die Planorben die Radula in der Richtung von hinten nach vorn vorstoßen, während *Physa* die Seiten gegen das Zentrum bewege und *Lymnaea* beide Bewegungen kombiniere.

Es mag noch hinzugefügt werden, daß die Schnecken während des Fressens die Schnauze hin und her bewegen, so daß die Freßspur (s. Fig. 111, S. 331) nicht geradlinig erscheint.

Wesentlich anders erfolgt die Nahrungsaufnahme bei den Raublungenschnecken, wenigstens dort, wo bisher Beobachtungen vorliegen. So wird bei *Testacella* der mächtige Pharynx nicht nur vorgestoßen, sondern zugleich handschuhfingerartig nach außen umgekrempelt, so daß sich nunmehr die Radula mit den nach hinten gerichteten Zähnen an der Spitze befindet (Fig. 468). Die schmalen, spitzen Zähne werden dann in das Beutetier eingeschlagen und dieses beim Zurückziehen des Pharynx mit nach innen gezogen.

b) Wasser.

Daß die Schnecken ein großes Wasserbedürfnis haben und auch recht erhebliche Mengen davon aufnehmen, wurde schon oben (S. 1007) gezeigt. Über die Wasseraufnahme selbst sind verschiedene Ansichten geäußert worden; es werden genannt: Niere, Interzellulargänge, Schleimdrüsenöffnungen und Mund. Beginnen wir mit letzterem, da durch ihn, wie wir sehen werden, das in den Kreislauf gelangende Wasser allein aufgenommen wird.

α) Wasseraufnahme durch den Mund.

Nach Gegenbaur*) geschieht bei den Pulmonaten die Aufnahme von Wasser durch den Darmkanal. „Bei den Heliciden ist es unschwer nachzuweisen, daß die Tiere das Wasser durch den Mund einführen.“ Nüsslin (915) konnte dies bei *Helix pomatia* und *Arion empiricorum* bestätigen, indem er die Tiere mit Farbstofflösung tränkte. Demgegenüber stellt Simroth (1008) zwar eine Aufnahme von Wasser durch den Mund nicht in Abrede, doch sei dieser Modus der seltenere; vielmehr dringe die Hauptmenge desselben durch die Öffnungen der Schleimdrüsen ein. Einwandfrei hat nun hier Künkel (2119) den Beweis erbracht, daß die Wassermenge, die getrunken wird, die größere ist und auch die, die dem Kreislauf zukommt. Dieses Wasser wird von den Landpulmonaten nicht eingesaugt, sondern mit der Zunge aufgeleckt, die hierbei die Form eines Löffels annimmt. Der vordere Sohlenrand schiebt zunächst die Wassertröpfchen vor sich her, und die Lippentaster legen sich seitlich fest an die Unterlage, um das Abfließen des Wassers zu verhindern. Das so zwischen Sohlenrand und Lippentaster eingeschlossene Wasser wird dann aufgeleckt. Auf diese Weise können sich die Tiere selbst kleinste Wassermengen nutzbar machen.

β) Wasseraufnahme durch die Niere.

Leydig**) äußerte als erster, allerdings nur für *Paludina vivipara*, die Ansicht, das durch die Niere dem Blut Wasser zugeführt werden könnte; doch meint er dann, daß dies bei allen im Wasser lebenden Mollusken der Fall sei. Gegenbaur schließt sich dieser Meinung in gewissem Sinne an, nur gelange das Wasser vorerst in das Perikard und von da in das Blut. Nüsslin (915) konstatierte zwar für *Helix*-Arten eine Kommunikation zwischen Niere und Perikard, fand aber, daß das Perikard weder mit der Leibeshöhle noch mit den Blutbahnen in direkter Verbindung stehe, daß also eine Wasseraufnahme im Sinne Gegenbaurs ausgeschlossen sei. Wir wissen heute, daß eine solche Verbindung bei keinem Pulmonat besteht, so daß wir Leydigs wie Gegenbaurs Annahmen auch für die Basommatophoren — für Stylommatophoren waren sie ja gar nicht gemeint — mit Sicherheit als irrig zurückweisen können.

γ) Wasseraufnahme durch die Interzellulargänge.

Bei den verschiedensten Arten von *Limax*, *Helix* u. a. fand Leydig (875) Interzellularräume, die nach außen münden und durch die dem Blut von außen Wasser zugeführt werden könne. Solche Öffnungen, auch bisweilen als Pori aquiferi bezeichnet, beschrieb dann auch Nalepa (1114); er habe sie nach Injektionen und an Flachschnitten festgestellt, und so könne es wohl keinem Zweifel unterliegen, „daß auch bei den Landlungenschnecken Wasser durch die Interzellularräume des Hautepithels

*) Gegenbaur, C., Grundzüge der vergl. Anatomie. 2. Aufl., p. 544.

**) Leydig, F., Über *Paludina vivipara*. — Zeitschr. Wiss. Zool., II, 1850.

aufgenommen“ werde. Diese lange als richtig angenommene Ansicht findet sich auch noch bei Meisenheimer (2026). Erst Künkel hat gezeigt, daß unsere Gehäuse- und Nacktschnecken, wie wohl überhaupt alle Pulmonaten, zwar große Schleimdrüsenöffnungen, aber keine Pori aquiferi besitzen. Er prüfte Nalepa's Angaben nach gleichen Methoden nach, aber eben mit anderem Resultat. Es kann also durch die Haut kein Wasser direkt in die Interzellularräume sowie in das Blut gelangen.

δ) Wasseraufnahme durch die Schleimdrüsenöffnungen.

Simroth (1008) hatte eine Wasseraufnahme per os zwar nicht in Abrede gestellt, ihr aber doch nur eine geringe Bedeutung beigemessen, da damit das rasche Aufquellen einer Schnecke in feuchter Umgebung nicht zu erklären sei. Vielmehr könne das Bindegewebe, wie im Experiment an Sohlenteilen von *Arion*, auch im Leben Wasser einsaugen, und zwar bezweifelt er nicht, daß die Hauptmenge des für die Tiere so notwendigen Stoffes durch die Schleimdrüsenöffnungen eindringe. Daß die Schnecken tatsächlich nach Beträufelung der Haut mit Wasser an Gewicht zunehmen, hat sowohl Kühn (2116) wie besonders Künkel (2119) gezeigt (s. o. S. 1007). Da nun Pori aquiferi in der Haut fehlen, so kann das Wasser nur durch die Schleimdrüsenöffnungen oder durch Osmose eindringen. Für die erstere Annahme sprechen Künkel's Versuche, nach denen von Schnecken, deren Körperschleim infolge Austrocknens zähe geworden war, nach der Beträufelung dünnflüssiger Schleim abgeschieden wurde, und nach denen den Tieren entzogener Schleim bei Wasserzusatz stark aufquoll. Es kann also wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß der in den Schleimdrüsen enthaltene zähe Schleim Wasser einsaugt und dieses seinen Weg durch die Drüsenöffnungen nimmt. Weitere Versuche, bei denen das zum Beträufeln dienende Wasser gefärbt war, ergaben, daß nicht nur die Epidermis tingiert war, sondern auch ein Teil der Cutis. Das Wasser dringt also auch, wohl zum kleineren Teil, auf osmotischem Wege in die Epithelzellen ein und von dort ebenso wie von den Drüsen aus wieder durch Osmose in das Unterhautbindegewebe. Daß dieses so eingedrungene Wasser nicht dem Blute beigemischt wird, sondern an den genannten Stellen aufgesaugt bleibt, haben weitere Versuche Künkel's gezeigt; es genügt die Wasseraufnahme durch die Haut nicht, die Tiere am Leben zu erhalten; dem Wasser zugesetzter Farbstoff konnte ebenso wenig im Blute nachgewiesen werden wie Ferrocyankalilösung, mit der die Schnecken beträufelt wurden; die nach längerer Austrocknung geringe Menge dickflüssigen Blutes war nach Beträufeln, infolgedessen das Gewicht der Tiere um 50—60% erhöht war, weder vermehrt, noch war das Blut dünnflüssiger geworden.

Die Wasseraufnahme erfolgt also nur durch den Mund und die Haut, wobei aber das auf ersterem Wege aufgenommene Wasser das für das Leben des Tieres wesentlichere ist.

Bemerkenswert ist noch, daß die Schnecken aus der mit Wasserdampf gesättigten Luft kein Wasser aufnehmen können, ein Aufquellen ihres

Körpers also nicht stattfindet. Dies konnte Künkel in Übereinstimmung mit Kühn feststellen und damit eine Angabe Fleischmann's*) berichtigen, daß er Schnecken dadurch in „starke Schwellung" geraten lassen könne, daß er sie für einen größeren Zeitabschnitt in einen Raum brachte, der mit Wasserdampf gesättigt war.

4. Nahrungsverarbeitung und -verwertung.

Bevor wir auf die weitaus komplizierteren Vorgänge bei der Verdauung fester Nahrungsstoffe eingehen, soll zunächst

a) der Weg des von den Schnecken getrunkenen Wassers

kurz angegeben werden. Hier liegen nur Angaben von Künkel (2119) vor, der den Versuchstieren mit Methylenblau gefärbtes Wasser zum Trinken gab. Die Sektionsbefunde waren:

	Limax cinereoniger	*Helix pomatia*
Mundhöhle, Zunge, Ösophagus	blau gefärbt	blau gefärbt
Magenwand	blaugrün	blaugrün
Darm	sehr schwach blaugrün	schwach blaugrün; enthält eine blau gefärbte Masse
Speicheldrüsen	schwach blaugrün	schwach blaugrün
„Leber"	durch und durch stark blaugrün	stark blaugrün
Magensaft	gelbbraun, also ungefärbt	braun, also ungefärbt
Lungengefäße	bei manchen ungefärbt, bei anderen blaugrün	Ringgefäß und respiratorischer Teil der Lungengefäße blaugrün gefärbt
Niere	durch und durch stark blaugrün	stark blaugrün
Herz	nicht gefärbt	Vorkammer bei manchen blaugrün, bei anderen ungefärbt, Herzkammer bei allen durch und durch blaugrün
Sexualorgane	Eiweißdrüse bläulichgrün gefärbt, die übrigen Teile ungefärbt	bei manchen ungefärbt, bei anderen der Spermovidukt blaugrün gefärbt
Körperwand	innen und außen weiß	innen und außen ungefärbt

Am intensivsten waren stets Mitteldarmdrüse und Niere gefärbt, bei *Helix* meist auch das Ringgefäß und die Herzkammer. Aus der intensiven Färbung der Mitteldarmdrüse kann mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, daß diese viel, vielleicht alles Wasser resorbiert, und aus der

*) Fleischmann, A., Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. — Zeitschr. Wiss. Zool., XLII, 1885.

Färbung der Gefäßteile und der Niere, daß das Wasser in das Blut aufgenommen wird und die Kreislauforgane passiert. Der Weg des von den Schnecken getrunkenen Wassers wäre also nach Künkel der folgende:

„Es wird von der ‚Leber' resorbiert, gelangt dann in die die ‚Leber' umgebenden venösen Räume, wird also dem Blut beigemischt und durch die Venen zum Ringgefäß und von da in die respiratorischen Lungengefäße geführt, wo das Blut seine Kohlensäure abgibt und Sauerstoff aufnimmt."

„Das arteriell gewordene Blut gelangt durch die Lungenvene in die Herzvorkammer und dann in die Herzkammer, von wo aus es durch die Kopf- und Eingeweidearterie den inneren Organen und der Körperwand zugeführt und zum größten Teile von den wasserarmen Geweben und den in den Drüsen enthaltenen Sekret eingesaugt wird."

„Von dem in der Lunge arteriell gewordenen Blute geht ein Teil durch die Niere, scheidet dort neben anderen unbrauchbar gewordenen Stoffen, auch den mit dem Wasser aufgenommenen Farbstoff ab und gelangt dann in die Lungenvene, von wo aus es der Herzvorkammer zugeführt wird."

„Dadurch, daß nicht alles Blut vor seinem Eintritt in die Herzvorkammer die Niere passiert, konnten dem Herzen selbst, sowie den Speicheldrüsen und einem Teil der Sexualorgane noch Farbstoffe zugeführt werden."

Daß das durch die Haut aufgenommene Wasser dem Blut nicht beigemischt wird, wurde schon oben (s. S. 1014) erwähnt.

b) Verarbeitung und Assimilation der Nahrungsstoffe.

α) Speicheldrüsen-Sekret.

Die Nahrungsteile, die von der Radula abgerissen worden sind, gelangen nun schon im Pharynx mit dem Sekret der Speicheldrüsen in Berührung. Dieses Sekret ist eine klare, etwas zähe, fadenziehende Flüssigkeit von ausgesprochen alkalischer Reaktion (Yung, 1059; Lange, 2405; Gorka, 2331; u. a.) und enthält äußerst feine, stark lichtbrechende Körnchen (Yung; Gorka) und körnige Trümmer von Zellresten (Yung). Beim Stehen an der Luft wird der Speichel immer zäher und fadenziehender, trüb und gerinnt schließlich (Lange, Gorka). Alkoholzusatz beschleunigt, Wasserzusatz verzögert diese Gerinnung (Lange).

Über die Zusammensetzung des Speichels und seine physiologische Bedeutung sind zahlreiche, einander oft widersprechende Ansichten geäußert worden. Er enthält neben Fermenten auch einen Schleimkörper. Lange konnte zwar mikrochemisch zeigen, daß es sich um ein Mucin handelt; doch gelang es ihm nicht, durch Kochen mit Schwefelsäure die Glykoproteïdnatur nachzuweisen. Gorka, und ähnlich Pacaut u. Vigier (1117—1124, 1151 und*), aber glückte der Nachweis, und zwar sprach

*) M. Pacaut u. P. Vigier, Les glandes salivaires de l'Escargot (*Helix pomatia*). Anatomie — Physiologie. — Archiv. Anat. Micr. Paris, VIII, 1905/06 (Lit.-Verz. 2729)

der Ausfall verschiedener Reaktionen dafür, daß ein echtes Mucin [im Sinne Hammerstens (2340)] vorlag. Es ist ein Körper, der die gewöhnlichen Eiweißreaktionen gibt, sich nur im alkalisierten Wasser löst, aber durch Kochen nicht fällbar ist.

Verhält sich also darin der Schneckenspeichel analog dem Säugetierspeichel, so war die Frage, ob eine weitere Analogie im Vorhandensein eines diastatischen Fermentes vorliege, recht umstritten. Nach Yung (1059) sei der Speichel ohne jede verdauende Wirkung und erleichtere rein mechanisch das Kauen. Auch nach Semper (993) wirke er lediglich so und hülle das zerkleinerte Futter in einen leichtflüssigen Schleim, um das Fortführen durch die Wimpern des Schlundes zu ermöglichen. Krukenberg (2392) prüfte vergeblich auf diastatische Wirkung, und ebenso vermißten Frédéricq (2313), Biedermann u. Moritz (691) und Lange (2405) Amylase. Freilich konnte letzterer ebenso wie Yung nur das Auftreten von Zucker in den Gemischen von Stärke und Drüsenextrakt nicht feststellen, während Lange das Verschwinden der Jodreaktion der Stärke ausdrücklich betont, was ihm ein „unerklärliches Rätsel" bleibt. Nun beobachtete auch Gorka, daß in Gemischen von Stärke und Drüsenextrakt eine Zuckerreaktion nach 24 Stunden (30°) ausblieb, ebenso auch die Jodprobe auf Stärke. Da er aber weiter unter dem Mikroskop feststellte, daß Stärkekörner verdaut wurden, so prüfte er nach kürzerer Zeit und fand nach 1 Stunde Erythrodextrin-Reaktion und nach 3—4 Stunden positiven Ausfall der Zuckerproben. Nach längerer Zeit verschwand der Zucker. So war also das Vorhandensein von Amylase sicher. Ebenso konnten Pacaut u. Vigier (2729, S. 1016), Jordan*), Bonardi**) Monta Rina und Somogyi***) Amylase nachweisen, und da Jordan den Versuch oft und stets ohne Mißerfolg gemacht hat, so darf das Vorhandensein eines diastatischen Fermentes als sicher gelten.

An weiteren Fermenten konnten noch nachgewiesen werden:

Invertase (Gorka, Pacaut u. Vigier), ebenso Wirkung auf Glykoside; nach Bonardi fehlend.

Cytase (Pacaut u. Vigier), während sie Gorka vermißte.

Xylanase (Pacaut u. Vigier; Seillière, 1002). Aus zucker- und stärkefreien Buchenholzmehl gewann Seillière in 24 Stunden bei 38° Pentosen (und Hexosen).

Katalase nach Gorka wegen der zersetzenden Wirkung auf Wasserstoffsuperoxyd vermutet. Sie wird von Zieger†) überall im Körper,

*) Jordan, H., Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. I. Ernährung. — Jena 1913 (Lit.-Verz. 2730).

**) Bonardi, E., Dell'azione dei succhi digestivi di alcuni Gasteropodi terrestri, sull'amido e sui saccharosii. — Boll. Sci. Pavia, V, 1883; VI, 1884. (Lit.-Verz. 2731).

***) Somogyi, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Ernährungstraktus der Weinbergschnecke. — Diss. Budapest 1887 (Lit.-Verz. 2732).

†) Zieger, R., Zur Kenntnis der Katalase der niederen Tiere. — Bioch. Zeitschr., LXIX, 1915 (Lit.-Verz. 2733).

besonders aber in der Mitteldarmdrüse von *Planorbis corneus*, *Lymnaea stagnalis*, *Helix pomatia*, *Cepaea hortensis* und *Arion empiricorum* nachgewiesen.

Maltase und Lactase konnte Gorka nicht nachweisen. Ebenso fehlt jegliche Protease (Frédéricq, Yung, Lange, Pacaut u. Vigier), sowie Lipase (Pacaut u. Vigier, Somogyi). Die verdauende Wirkung des Speichels ist also nur auf die Kohlehydrate beschränkt. Anwesenheit von Säure macht die Fermente unwirksam.

Fassen wir die verschiedenen Befunde tabellarisch zusammen, so ergibt sich folgendes Bild:

Tier	Mucin	Amylase	Invertase	Cytase	Maltase	Lactase	Xylanase	Katalase	Protease	Lipase	Autor
Arion empiricorum	·	−	·	·	·	·	·	·	−	·	Frédéricq (2313)
Helix pomatia *Cepaea nemoralis*	·	+	−	·	·	·	·	·	·	·	Bonardi (2731)
Limax maximus *Limax variegatus*											
Helix pomatia	·	+	·	·	·	·	·	·	·	−	Somogyi (2732)
„ „	·	−	·	·	·	·	·	·	−	·	Yung (1059)
„ „	·	−	·	·	·	·	·	·	·	·	Biedermann u. Moritz (691)
„ „	+	−	·	·	·	·	·	·	−	·	Lange (2405)
„ „	+	+	+	−	−	−	·	+	·	·	Gorka (2331)
„ „	+	+	+	+	·	·	+	·	−	−	Pacaut u. Vigier (2729)
„ „	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	Seillière (1002)
„ „	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	Jordan (2730)
„ „	·	−	·	·	·	·	·	·	·	·	Krukenberg (2392)
Pulmonaten (Stylommatophoren)	+	+	+	+?	−	−	+	+	−	−	Zusammensetzung, wie sie nach den bisherigen Untersuchungen als ziemlich sicher gelten darf.

So wird also analog den Säugetieren auch bei den Pulmonaten die Verdauung der Kohlehydrate bereits im Schlundkopf eingeleitet. Über die Fermente der Speicheldrüsen bei den carnivoren Raublungenschnecken fehlen noch jegliche Untersuchungen; doch dürfen wir wohl ohne allzu viel Bedenken die Ergebnisse von Mendel u. Bradley*) an dem carnivoren Prosobranchier *Sycotypus canaliculatus* auf die fleischfressenden Pulmonaten übertragen, bei denen dann im Speichel nur Protease (keine Amylase oder Lipase) vorhanden wäre.

Kehren wir noch einmal zu den Phytophagen zurück, so ist noch zu erwähnen, daß sich in den Speicheldrüsen selbst, besonders in den

*) Mendel, L. B. u. H. C. Bradley, Experimental studies on the physiology of the molluscs. — Amer. Journ. Physiol., XIII, 1905.

bindegewebigen Elementen, aber nicht im Sekret, reichlich Glykogen nachweisen läßt (Barfurth, 2195; Lange, 2405; Gorka, 2331; Pacaut u. Vigier, 2729, 1121). So fand Barfurth bei einem *Limax cinereoniger*, der 38 Tage lang gehungert hatte und dann Brot bekam, 7 Stunden nach der Fütterung in den Drüsenzellen Glykogen, und Gorka bestimmte die Glykogenmenge der Drüse mit 5,03% der Trockensubstanz. (Über den Glykogenstoffwechsel s. S. 1035.)

β) Sekretion der Speicheldrüse.

Barfurth (2195), der als erster genauere histologische Untersuchungen angestellt hatte, suchte auch die von ihm gefundenen Zellarten als verschiedene Phasen des Arbeitszyklus einer Zelle zu erklären. Ebenso verbindet Lange (2405) die von ihm gefundenen Zelltypen zu einem Arbeitszyklus. Pacaut u. Vigier (2729) endlich stellen sich die Sekretion kontinuierlich, chaotisch vor, weil sie immer alle Phasen vertreten finden. Alle diese Ergebnisse sind aber in einem oder mehreren Punkten unsicher. So behandelt Krijgsman (2681) erneut die Frage, und seine Befunde dürfen zunächst als sicher gelten. Er stellte bei einem Hungertier acht verschiedene Stadien fest (s. S. 881), die er zu 5 Phasen zusammenfaßt:

Stadium	Phase	Allgemeine Phase einer Drüsenzelle
I = a	1. Regenerations- und Ruhepause	a) Aufnahme der Rohstoffe aus dem Blute
II = b, III = c	2. Phase des Tätigkeitsanfanges	
IV = d, V = e, VI = f	3. Granulaphase	b) Umbildung der Rohstoffe zu den Vorstoffen
VII = g	4. Phase der fertigen Sekrete	c) Umbildung der Vorstoffe zum Sekret
VIII = h	5. Ausscheidungsphase	d) Ausscheidung

Nachdem er nun in allen Fütterungsstadien die Prozentzahl der verschiedenen Phasen pro Einheit berechnet hatte, konnte er die Kurven aufzeichnen (Fig. 469). Hier wird deutlich, daß z. B. die Phase der Ausscheidung (Fig. 469, —) bis zu $1^1/_2$ Stunden nach Fütterungsanfang steigt, dann abfällt bis zu $2^1/_2$ Stunden, wieder ansteigt, um nach einem Maximum bei $4^1/_2$ bis $5^1/_2$ Stunden wieder abzusinken. Es wird also daraus eine rhythmische Arbeit der Drüse deutlich. Daß der vorausgesetzte Arbeitszyklus auch tatsächlich richtig ist, läßt ebenfalls diese Kurve erkennen. Die Abnahme von Phase I bedeutet Zunahme von Phase II, deren Abnahme wieder eine Zunahme von Phase III fordert usw. Die Maxima der verschiedenen Phasenkurven mußten also einander nachjagen, was ja in der Figur (469) deutlich wird. Auffallend ist nun aber das Verhalten der Granulaphase. Beim Hungertier, zu etwa 12% vertreten, fällt die Quantität

rasch ab bis zum völligen Verschwinden. Eine Neubildung aus Phase II findet also nicht statt. Es muß demnach während der Fütterung ein anderer Zyklus durchlaufen werden. Tatsächlich fand Krijgsman in aktivierten Drüsen 2 Stadien, die bei Hungertieren fehlen (Stadien P = i; Q = k; auf S. 883). So muß man im Zyklus der Zelle also 2 Bahnen annehmen, die, wie folgt, durchlaufen werden (vgl. hierzu Fig. 342, S. 882):

a) Die Hungerbahn. „Die regenerierte Zelle (*a*) bildet nach teilweiser Lösung der Kernmembran (*b*) Alveolen (*c*); diese verschmelzen zu einer großen Vakuole, in der Granula auftreten (*d*). Diese vermehren sich, bis sie die ganze Zelle ausfüllen (*e*), darauf bildet sich Mucin und die Granula zerfließen (*f*). Das Mucin vermehrt sich (*g*), die Zelle scheidet die Sekrete aus (Mucin + Enzyme) (*h*) und regeneriert (*a*)".

b) Die Fütterungsbahn. „Stadium *a* bildet in bekannter Weise Stadium *c*. Die Alveolen verschmelzen nicht, sondern vermehren sich (*i*). Eine Differenzierung fester Granula findet nicht statt, die Zelle bildet Mucin (*k*), wird so zu Stadium *g*, nach Ausscheidung zu *h* usw.

Die wesentliche Bedeutung des Ausfalls der Granulaphase liegt darin, daß die im Hunger kontinuierliche (chaotische) Sekretion trotz Fehlens einer Zusammenarbeit der Drüsenzellen in eine rhythmische Fütterungssekretion umgeschaltet werden kann. Ein Abfall des Rhythmus und eine Rückkehr zur kontinuierlichen Hungersekretion kann dann durch das Absterben der Drüsenzellen erklärt werden, die erst nach einer Verzögerung aus den Zellen des Kanalepithels ersetzt werden können.

γ) Die eigentliche Verdauung.

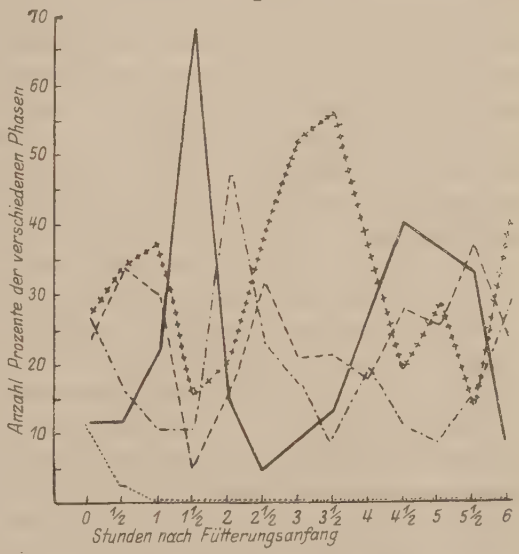
1) Der verdauende Saft.

Nachdem der Bissen im Pharynx mit dem Sekret (Mucin + diastatisches Ferment) in Berührung gekommen ist, gleitet er durch den Ösophagus — wohl hauptsächlich infolge dessen Peristaltik, weniger durch Flimmerbewegung — und gelangt in den Abschnitt des Darmes, den man allgemein als Magen anspricht. Dazu mag auch noch der mehr oder weniger erweiterte Endabschnitt des Ösophagus, der sogenannte Kropf oder Vormagen, als Sammelpunkt dienen. Schon hier, aber dann besonders im Magen, trifft die Nahrung auf den Verdauungssaft.

Dies gilt zunächst nur für die Stylommatophoren. Zwar finden wir bei den Basommatophoren im Prinzip das Gleiche; doch macht Heidermanns (2680) Angaben, die in Einzelheiten Besonderes erkennen lassen. Zunächst kommt es ja hier zur Bildung besonderer Muskelmägen (s. o. S. 884). Bei *Ancylus fluviatilis*, *Acroloxus lacustris*, *Physa fontinalis* und *Planorbis planorbis* dient allerdings die muskulöse Verdickung der Wandung allein der Vorwärtsbewegung der Inhaltsmassen, so die Peristaltik unterstützend. Auch bei den großen *Planorbis*-Arten (*Planorbis corneus*) und bei Lymnaeen sowie *Amphipeplea* hat das hier anders gestaltete Muskelpolster zunächst die gleiche Bedeutung. Dazu aber kommt eine zweite, eine Kau- oder

besser Mahlfunktion. Schon Gartenauer (2321) sieht im Muskelmagen der Süßwasserlungenschnecken ein Kauorgan, analog dem Muskelmagen der körnerfressenden Vögel, dazu bestimmt, die Nahrung weiter zu zerkleinern. Diese seitdem allgemein als richtig angenommene Ansicht wurde für die kleineren Arten, wie eben erwähnt, von Heidermanns zurückgewiesen und richtiggestellt. Bei den großen Formen aber hat sie doch Geltung. Diese zermahlende bzw. zerreibende Funktion wird dadurch unterstützt, daß die Tiere mit der Nahrung Steinchen aufnehmen. Normalerweise werden diese nicht im Magen zurückgehalten, d. h. solange nicht wie dem Tier Gelegenheit gegeben ist, neue Steinchen mit dem Futter aufzunehmen. Ist diese Möglichkeit nicht mehr vorhanden, so werden die im Magen befindlichen Steinchen automatisch (nicht willkürlich) festgehalten. Daß den Steinchen tatsächlich die zerreibende Funktion zukommt, konnte Heidermanns direkt nachweisen. Er verfütterte an steinchenfreie *Planorbis corneus*, *Lymnaea stagnalis* und *L. auricularia* Kopfsalat, das eine Mal bei Zugabe von Steinchen, das andere Mal ohne solche. Im Kot der „steinchenlosen" Tiere fanden sich große Gewebestücke mit vollkommen unversehrtem Inhalt, im Kot der „steinchenhaltigen" Tiere dagegen stets mehr oder weniger beschädigtes Gewebe. So haben wir also in den Steinchen Analoges zu erblicken wie etwa in den Chitinbildungen eines *Aplysia*-Magens.

Fig. 469.



Kurven der Phasen in verschiedenen Aktivierungszuständen bei *Helix pomatia*. — Phase: 1. -·-·-·-·-·-; 2. ————; 3. ·····; 4. ++++++; 5. ————.
Nach Krijgsman.

Über die Wirkung des Verdauungssaftes sind wir fast nur durch Untersuchungen an *Helix pomatia* unterrichtet; doch dürfen wir mit sehr viel Wahrscheinlichkeit die hier gefundenen Resultate auch auf andere Pulmonaten übertragen. In erster Linie sind bei den folgenden Ausführungen die Untersuchungen von Biedermann u. Moritz (691/692) zu berücksichtigen.

Der Verdauungssaft „besteht immer aus einer braunen, klaren, etwas zähen Flüssigkeit, deren Menge ganz wesentlich von dem Ernährungszustand

der Tiere abhängt. Am meisten Saft findet sich bei Individuen, welche reichlich gefressen hatten und deren Magen sich dann wieder entleert hat, was in der Regel nach etwa 24 Stunden der Fall ist. Dann findet man ihn oft ganz prall mit verhältnismäßig dünnflüssigem, braunem Saft gefüllt, während nach einer längeren Hungerperiode der Inhalt spärlicher, mehr eingedickt und zähflüssig erscheint" (B. u. M., 691). Auch Yung (1059) gibt gleiches an. Ganz abweichend davon sind Bernard's*) Befunde bei *Limax flavus*. Hier fand er bei Hungertieren stets die Gegenwart einer sehr braunen „Galle" ohne eine Spur von Zucker. Bei der Nahrungsaufnahme ergieße sich dann ein saurer „Magensaft", ebenfalls ohne Zucker. Sobald nun die Nahrung vollständig aus dem Magen in den Darm gelangt sei, fließe aus dem „Ductus choledochus" eine farblose zuckerhaltige Flüssigkeit. Dieser Erguß falle mit der „Absorptionsperiode" im Darm zusammen. Nachdem diese Flüssigkeit fast vollständig — wohl vorzugsweise vom Magen — absorbiert sei, sezerniere die Mitteldarmdrüse eine andere Flüssigkeit, die sich in keiner Weise von der Galle unterscheide. Barfurth (2194) ist geneigt, die Angabe Bernard's nicht auf Sekretion eines farblosen, zuckerreichen Saftes seitens der Mitteldarmdrüse, sondern umgekehrt auf ein Eindringen von Inhaltsmassen aus dem Darm in die erweiterten Drüsengänge zu beziehen. Ohne auf Bernard's Befunde näher einzugehen, sei nur wiederholt, daß der Verdauungssaft stets eine braune Färbung aufweisen dürfte. Er ist sehr reich an Eiweiß, das durch Erhitzen, Alkohol und freie Säuren gefällt werden kann.

Die Reaktion des Saftes wird meist als sauer angegeben. Dies hörten wir eben von Bernard. Auch Barfurth (2194) sagt, daß der Saft bei *Helix pomatia*, *Arion empiricorum* und *Limax variegatus* nach Beginn des Fressens stets sauer sei. Ebenso sei der Darminhalt sowie die Flüssigkeit in den Ausführgängen der Mitteldarmdrüse bei *Limax variegatus* nach Brotfütterung meist stark sauer. Yung (1059) fand bei *Helix pomatia* im Winter den ganzen vorderen Abschnitt des Darmes (selten den ganzen Darm) völlig neutral, jenseits des Ausführganges der Mitteldarmdrüse dagegen schwach saure Reaktion. Auch der Mageninhalt reagiere sauer. Während des Sommers aber ergab sich in der ganzen Ausdehnung des Darmes (sowohl des Epithels wie des Inhaltes) saure Reaktion. Zu etwas abweichenderen Ergebnissen kamen dann Biedermann u. Moritz. „Während der Sommermonate wurde neutrales Lakmuspapier von dem frisch aus dem Magen entnommenen Safte ausnahmslos schwach aber deutlich gerötet, während rotes Lakmuspapier sich immer stark blau färbte. Es war dies ebensowohl nach langem Hungern, wie nach reichlicher Fütterung der Tiere der Fall." Um auch die Reaktionsverhältnisse in den einzelnen Darmschnitten zu prüfen, wurden die Tiere mit Mehl gefüttert, dem blaues Lakmuspulver zugesetzt war. Hieraus ergab sich,

*) Bernard, Cl., Recherches sur une nouvelle function du foie. — Ann. Sci. Nat., (3) X, 1853 (Lit.-Verz. 2734).

daß Rötung nur bis zur Mündung der Mitteldarmdrüse erfolgte, jenseits aber ausgesprochen alkalische Reaktion vorherrschte. Demgegenüber konnte Heidermanns (2680) feststellen, daß im gesamten Darmtraktus alkalische Reaktion auftritt, da mit Kongorot als Indicator versetztes neutrales Futter (Mehl + Zucker) auch in den Kotballen keine Blaufärbung erkennen ließ.

„Da Lakmoid selbst noch in starker Verdünnung gebläut wird und auch Cochenille mit Magensaft im Sinne einer alkalischen Reaktion reagiert", so ist das Vorhandensein einer freien Säure ausgeschlossen. Aber auch saure Phosphate scheinen keine Rolle zu spielen, da sich nach Biedermann u. Moritz H_3PO_4 überhaupt nicht und Mg nur in sehr geringer Menge nachweisen ließ. Wohl aber findet sich reichlich Kalk.

Betrachten wir die Wirkung des Saftes auf die Nahrung, so lassen sich folgende Fermente feststellen:

a) Amylase. Das Vorhandensein eines amylolytischen Fermentes wird von allen Beobachtern übereinstimmend angegeben. Frédéricq (2313) fand es bei *Arion empiricorum*, Krukenberg (2392) und Levy (873) bei *Helix pomatia*. Yung (1059) beobachtete das Ferment im Magensaft bei *Helix pomatia* sowohl im Winter wie im Sommer stets reichlich; es wird in der Kälte (+ 2°C) unwirksam. Am genauesten haben Biedermann u. Moritz (691) den Saft untersucht. Bei Anwendung vollkommen zuckerfreien Saftes, wie er nach 24-stündigem Hunger im Magen anzutreffen war, konnte schon nach 15 Minuten die erste Wirkung beobachtet werden. Es liegt also ein sehr energisch wirkendes, stärkelösendes Ferment vor. Als Endprodukt des Prozesses entsteht Traubenzucker.

b) Invertase konnten Biedermann u. Moritz unschwer feststellen.

c) Cytase. Als erster hat Levy (873) versucht Cellulose (aschefreies Filtrierpapier) durch den Extrakt der Mitteldarmdrüse von *Helix pomatia* zur Lösung zu bringen, aber erfolglos; das verfütterte Papier erschien unverändert in den Faeces. Zwar konnten auch Biedermann u. Moritz keine Wirkung auf Fließpapiercellulose erzielen*), wohl aber eine Cytase nachweisen, die die Membranen junger Parenchymzellen und sogenannte Reservezellulose löste. Alle kutikularisierten und verholzten Teile der Pflanzenmembran aber widerstanden der Auflösung. Die Wirkung dieser Cytase ist nicht an bestimmte Reaktionen gebunden, doch wird sie durch Alkalizusatz etwas beeinträchtigt. Extrakte der Mitteldarmdrüse lösen Cellulose nicht auf. Die Produkte dieser enzymatischen Cellulosespaltung sind die gleichen wie bei der hydrolytischen, nämlich Glykose, Galaktose, Mannose und Pentose. Das Vorhandensein einer Cytase wurde dann auch von Pacaut u. Vigier (2729; S. 1016) und Jordan (2730; S. 1017) und von Heidermanns (2680) erstmalig für Basommatophoren (*Lymnaea*) bestätigt. Bei letzteren scheint aber das Enzym wesentlich schwächer wirksam zu sein.

*) Alexandrowicz (2186) stellte später fest, daß kristallisierte Cellulose im Verdauungssaft gelöst wird. Der Lösungsvorgang ist bei *Helix pomatia* und *Limax cinereoniger* etwas verschieden.

An weiteren kohlehydratspaltenden Fermenten sind festgestellt:

d) Maltase bei *Helix pomatia* von Giaja (2325);

e) Laktase bei *Helix pomatia* von Bierry u. Giaja (2214); Erhard u. Zieglwallner (2297);

f) Raffinase bei *Helix pomatia* von Bierry u. Giaja (2214); Bierry (2212);

g) Gentianase bei *Helix pomatia* von Bierry (2212);

h) Stachyase bei *Helix pomatia* von Bierry*);

i) Manninotriase bei *Helix pomatia* von Bierry*)

k) Inulase bei *Helix pomatia* von Bierry**);

l) Xylanase bei *Arion* spec., *Limax* spec. und *Helix pomatia* von Seillière (1001, 1002).

Endlich wird verdaut Dextrose, Galaktose und Mannose nach Erhard u. Zieglwallner und Glucose nach Bellion (2726).

m) Lipase. Sowohl Yung (1059) wie Levy (873) hatten festgestellt, daß der Verdauungssaft von *Helix pomatia* innerhalb von 2—3 Stunden Fett zu emulgieren vermöge. Aber erst Biedermann u. Moritz (692) konnten zeigen, daß es sich um eine wirkliche Spaltung des Fettes in freie Fettsäuren und Glycerin handelte, daß also eine kräftig wirkende Lipase vorliegen müsse, die aber nach Levy im Januar und Februar nicht nachzuweisen sein soll.

Waren die Angaben über die kohlehydrat- und fettspaltenden Fermente im wesentlichen übereinstimmend, so herrscht hinsichtlich des Vorhandenseins einer Protease mancher Widerspruch. Frédéricq (2313) fand, daß der Magensaft von *Arion empiricorum* Fibrin langsam, nach 24 Stunden, verdauen könne — rascher bei Zusatz von Na_2CO_3 — auch bei Gegenwart von Säuren. Demgegenüber gibt Krukenberg (2392) an, daß den Pulmonaten (bzw. den Mollusken) ein in saurer Lösung wirkendes peptisches Enzym kaum jemals fehle, in einigen Fällen, z. B. bei Limaciden, aber von einem tryptischen begleitet sei. Letzteres soll sehr bald zersetzt werden, ersteres bezeichnet er als Helicopepsin. Die Resultate seiner Untersuchungen seien in der nachstehenden Tabelle zusammengestellt (nach Biedermann u. Moritz). Alle Lösungen, die während dreier Tage keine Wirkung erkennen ließen, sind durch 0 bezeichnet (s. Tab. auf nächster Seite).

Das auffallendste Ergebnis würde der Gegensatz zwischen Heliciden und Limaciden sein. Die Angaben sind aber mit größter Vorsicht aufzunehmen; sollen doch *Arion ater* und *Arion rufus* zum Teil verschieden wirkende Säfte haben, obgleich beide Schnecken sicher nicht verschiedenen Arten angehören, sondern miteinander identisch sind. Ja, wir dürfen diese Angaben direkt als irrig ansehen, und ich führe sie nur an, weil sie für die späteren Untersucher leider maßgebend geworden sind. So vermochte

*) Bierry, H., Über Stachyose und Manninotriose spaltende Fermente. — Bioch. Zeitschr., XLIV, 1912 (Lit.-Verz. 2735).

**) Bierry, H., Über die Verdauung von Inulin. — Biochem. Zeitschr. XLIV, 1912 (Lit.-Verz. 2736).

Zusatzflüssigkeit	*Arion ater*	*Arion rufus*	*Limax cinereoniger*	*Agriolimax agrestis*	*Helix nemoralis*	*Helix pomatia*
Wasser	+	−	−	−	−	0
HCl (0,1—0,2 %)	0	−	−	−	+	+
Na_2CO_3 (1,0 %)	+	−	−	+	0	0
Oxalsäure 0,4 %	+	−	−	−	+	+
„ 1,0 %	+	−	−	−	+	+
„ 2,0 %	0	−	+	0	+	+
Weinsäure 0,4 %	+	+	+	−	+	+
„ 1,0 %	+	+	−	−	−	+
„ 2,0 %	−	−	−	−	−	+
Essigsäure 0,2 %	+	−	+	+	−	+
„ 0,4 %	0	+	−	−	+	+
„ 1,0 %	−	+	+	−	−	+
„ 2,0 %	−	−	−	−	−	+
Milchsäure 0,4 %	+	+	−	−	−	+
„ 1,0 %	−	+	−	−	+	+
„ 2,0 %	−	+	+	−	−	+

Barfurth (2194) Krukenbergs Ergebnisse nur „in dem einen Punkte zu ergänzen, daß der Nachweis eines peptischen Enzymes in der Leber von *Arion empiricorum* auch bei Zusatz von *HCl* (0,05—0,75 %) gelang". Ebenso konstatierte Levy (873) bei Zugabe von 0,2 % *HCl* peptische Wirkung bei *Helix*, aber keine tryptische, und Yung nahm sogar 1 % *HCl*. Alle Untersucher finden „peptische" Wirkung erst nach Zusatz von *HCl*, und zwar in Mengen, „die, nach dem, was wir mit Sicherheit wissen, längst alles Fällbare und damit alle Fermente aus den Säften ausfällen" (Jordan, 2730). Diesen Versuchen stehen dann andere von Yung gegenüber, bei denen reiner Saft von *Helix* und *Arion* Eiweiß in frischem und gekochtem Zustand nach verschiedenen Zeiträumen zu verändern und zu lösen vermag. Freilich sind auch hier die Zeiten relativ sehr lang. In diese Widersprüche Klarheit zu bringen, war wieder Biedermann u. Moritz (692) vorbehalten. Ihre Versuche ergaben, daß frisches, gut ausgewaschenes Fibrin mit dem Verdauungssaft bei 30° tagelang ganz unverändert blieb. „So oft wir auch zu verschiedener Jahreszeit und mit verschiedenen Arten von *Helix*, *Limax* und *Arion* diesen ganz einfachen Grundversuch anstellten, stets lieferte er dasselbe negative Resultat. ... Wir müssen es daher nach wie vor als für eine sicher feststehende Tatsache halten, daß dem frischen, unvermischten Sekret der Leber, so wie es in den Magen ergossen wird, eine eiweißverdauende Wirkung in merklichem Grade nicht zukommt" (B. u. M.). Eine Bestätigung erhielt diese Annahme durch die Untersuchungen von Pacaut u. Vigier (2729) und Jordan*), die beide in keiner Weise eine Protease auffinden konnten.

*) Jordan, H., der gegenwärtige Stand der Frage nach der Eiweißverdauung bei niederen Tieren. — Biol. Centralbl., XXVII, 1907 (Lit.-Verz. 2737).

Anders freilich dürfte es sich bei den Raublungenschnecken verhalten. *Testacella* sowohl wie *Daudebardia* z. B. verschlingen Regenwürmer unzerkleinert, die ihnen ohne Eiweißverdauung gar nichts nützen könnten. Simroth*) beobachtete dann auch an einem solchen Wurm Veränderungen, die auf Verdauung schließen ließen. Wenn also auch ein exakter Nachweis noch fehlt, so dürfen wir doch immerhin das Vorhandensein einer Protease bei den räuberischen Pulmonaten vermuten.

Stellen wir die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen zusammen, so finden wir:

Tier	Amylase	Invertase	Cytase	Maltase	Lactase	Raffinase**)	Xylanase**)	Lipase	Protease	Autor
Arion empiricorum	+	·	·	·	·	·	·	·	+	Frédéricq (2313)
Helix pomatia *Cepaea nemoralis* *Limax cinereoniger* *Agriolimax agrestis* *Arion empiricorum*	+	·	·	·	·	·	·	·	+	Krukenberg (2392)
Arion empiricorum	·	·	·	·	·	·	·	·	+	Barfurth (2194)
Helix pomatia	+	·	·	·	·	·	·	+	+	Yung (1059)
„ „	+	·	−	·	·	·	·	+	+	Levy (873)
Helix spec.; *Arion* spec.; *Limax* spec.	+	+	+	·	·	·	·	+	−	Biedermann u. Moritz (691/692)
Arion spec.; *Limax* spec.; *Helix* spec.	·	·	·	·	·	·	+	·	·	Seillière (1002)
Helix pomatia	·	·	+	·	·	·	·	·	−	Pacaut u. Vigier (2729)
„ „	·	·	·	·	+	+	·	·	·	Bierry u. Giaja (2214)
„ „	·	·	·	+	·	·	·	·	·	Giaja (2325)
„ „	·	·	+	·	·	·	·	·	−	Jordan (2730; 2737)
„ „	·	·	·	·	·	+	·	·	·	Bierry (2210)
Lymnaea stagnalis	·	·	+	·	·	·	·	·	·	Heidermanns (2680)
Pulmonaten	+	+	+	+	+	+	+	+	−	Zusammensetzung, wie sie zunächst als sicher gelten kann.

Wenn nun auch eine Protease fehlt, so ist es nach den allgemeinen Erfahrungssätzen doch ausgeschlossen, daß eine Eiweißverdauung fehlt. Tatsächlich beobachteten Biedermann u. Moritz, daß verfüttertes Eiweiß von den Schnecken ausgenützt wird. Es wurden *Helix pomatia* mit abgewogenen Mengen von gekochtem Eiweiß gefüttert und der Kot nach 48 Stunden gewogen. Da die Tiere vorher gehungert hatten, bestanden die

*) Simroth, H., Über den Verdauungskanal der Weichtiere. — S. B. Naturf. Ges. Leipzig, 1899/1900 (Lit.-Verz. 2738).

**) Die übrigen höheren Kohlehydrate-spaltenden Fermente sind hier weggelassen, siehe diese S. 1024.

Faeces aus reinem Eiweiß. Die Wägungen ergaben, daß etwa $^1/_3$ der verfütterten Menge verschwunden, also vom Tier aufgenommen war. Gelöstes Eiweiß wurde ohne jede Schwierigkeit resorbiert. Exakter stellte dann Stübel (2517) die verbrauchte Menge fest, und fand ebenfalls einen Verlust von fast $^1/_3$. Da nun weiter Biedermann u. Moritz nachweisen konnten, daß in den Zellen der Mitteldarmdrüse eine Protease vorhanden sein muß, so kommen sie zur Annahme, daß zur Proteolyse bei den Schnecken ein unmittelbarer Kontakt der Eiweißsubstanz mit den lebenden Drüsenzellen notwendig sei, während Stübel ein sehr labiles proteolytisches Enzym annehmen möchte. Wir werden weiter unten sehen (S. 1032), daß das Eiweiß, da die Annahme einer intracellulären Protease sicher ist, nur verdaut werden kann, wenn es durch Phagocytose in die Zellen gelangt.

Daß Zellen der Mitteldarmdrüse eine Protease enthalten, zeigten zunächst Biedermann u. Moritz, die beobachteten, daß Fibrin, zwischen „Leber"stücke gelegt, verdaut wurde. Jordan u. Begemann (2370) wiesen sie nach, indem sie Stücke der Drüse in sehr konzentrierte Lösung von Seidenpepton legten und die Bildung von Tyrosinkristallen konstatieren konnten. Wenn auf diesem Wege zwar nur die peptolytische Wirkung gezeigt werden konnte, so demonstrierte Peczenik (2682) doch auch die proteolytische, indem er Caseïn in vitro durch Preßsaft der Drüse verdauen ließ.

2. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

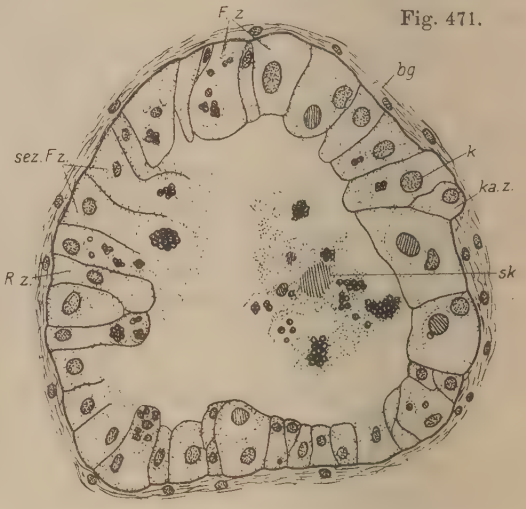
Alle Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, geben übereinstimmend an, daß als Sekretionsorgan für den Verdauungssaft nur die Mitteldarmdrüse in Frage kommt. Diese Annahme findet schon darin eine gewisse Bestätigung, daß im ganzen Darmtraktus nirgends Zellen angetroffen werden, die als fermentsezernierend in Betracht kommen könnten. Zudem wies Yung (1059) durch Extraktion nach, daß im Epithel des Dünndarmes von *Helix pomatia* keinerlei Ferment existiert. Freilich kommen nicht sämtliche Zellen der Mitteldarmdrüse als Sekretionszellen in Frage. Schon Barfurth (2192) hatte dort drei Zellarten gefunden, die durch Biedermann u. Moritz u. a. in ihrem Vorhandensein bestätigt wurden (s. S. 353ff). Von diesen drei Arten, Ferment-(Sekret-) Zellen, Resorptions- (Leber-) Zellen und Kalkzellen, interessieren uns hier nur die ersteren. In ihnen finden sich runde oder unregelmäßig gestaltete, in den verschiedensten Nuancen gelb oder braun gefärbte Kugeln oder Klumpen, die immer in einer Vakuole liegen (Fig. 470); sie sind in Wasser Alkohol, Glycerin und Säuren unlöslich, zerfließen aber bei Zusatz von Alkalien. Biedermann u. Moritz nehmen nun auf Grund umfangreicher Versuche an (bei *Helix pomatia* und besonders *Cepaea hortensis*), daß diese Granula als Vorstufe der Sekretion zu gelten haben, die sich schon intra vitam zu den Sekretblasen lösen, die besonders bei gefütterten Tieren reichlich anzutreffen sind. Nach Krijgsman (2681) allerdings erfolgt die

Auflösung der Granula erst nach dem Austritt aus den Zellen (Fig. 471, *sk*). Es mögen wohl beide Vorgänge nebeneinander auftreten, und schließlich haben wir es ja nicht mit einer prinzipiellen Verschiedenheit zu tun. Über die Bildung der Fermentgranula gehen die Angaben etwas auseinander. Nach Barfurth (2194) „entsteht im Protoplasma zuerst eine nur mit heller Flüssigkeit erfüllte Höhlung, die sich allmählich vergrößert, während sich gleichzeitig in der Flüssigkeit die Fermentkugel durch Niederschlag bildet"; Biedermann u. Moritz (691) beobachteten in jungen Fermentzellen sehr kleine Tröpfchen inmitten je einer Wabe. Dann wachsen sie

Fig. 470.

Fermentzelle von *Helix pomatia*, in der basal Vorstoff auftreten. *k* Kern; *sk* Sekretkugeln; *v. s.* Vorstoffe. Vergr. 1260. Nach Krijgsman.

Fig. 471.



Helix pomatia, Follikel der Mitteldarmdrüse. — *bg* Bindegewebe; *F. z.* Fermentzelle; *k* Kern; *ka. z.* Kalkzelle; *R. z.* Resorptionszelle; *sez. F. z.* sezernierende Fermentzelle; *sk* Sekretkugeln. — Nach Krijgsman.

nebst den Wabenräumen heran, um dann offenbar nach Auflösung der Wabenwände miteinander ganz oder teilweise zu verschmelzen. Krijgsman endlich fand in den Zellen, besonders nach einer Sekretentleerung, kleine, sich mit Hämatoxylin blau färbende Körnchen, die eine Vorstufe des Sekretes darstellen sollen (Fig. 470). Über die Entleerung der Sekretmasse konnten Biedermann u. Moritz zu keinem sicheren Ergebnis kommen. Krijgsman hingegen stellte einwandfrei fest, daß der Inhalt der Fermentzellen durch Platzen der dem Lumen zugekehrten Zellwand freiwird. Zugleich analysierte er auch die Sekretionsvorgänge, die, wie schon Biedermann u. Moritz auf Grund ihrer Untersuchungen angaben, rhythmisch ablaufen. Zu verschiedenen Zeiten nach der Fütterung war die Zahl der sezernierenden Follikel und die Granula- bzw. Vorstoff-Menge verschieden Krijgsman ordnet diese Stadien in 4 Phasen:

a) Ausscheidungsphase: leere, sich offenbar regenerierende Zellen;
b) Phase der Vorstufenbildung: Zellen mit reichlichen „blauen" Körnchen (Fig. 470);
c) Sekretbildungsphase: Zellen mit Granula;
d) Ausscheidungsphase: Zellen, die ihr Sekret eben ins Lumen ausstoßen.

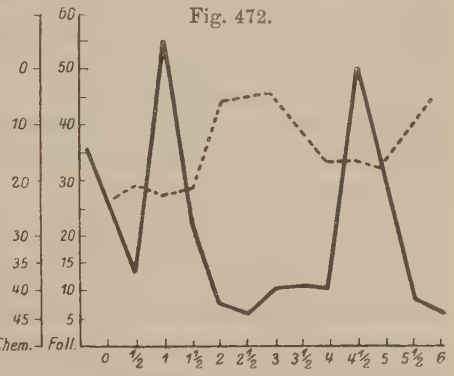
Diese Phasen treten nun in folgenden Zeitabständen auf.

$1^1/_2$	Stunden	=	Phase d	Ausscheidung der Sekrete,
$2—2^1/_2$	„	=	„ a	Aufnahme der Rohstoffe aus dem Blut,
3	„	=	„ b	Bildung eines Vorstoffes aus den Rohstoffen,
$3^1/_2$	„	=	„ c	Umbildung der Vorstoffe zum Sekret,
4	„	=	„ d	Ausscheidung der Sekrete,
$4^1/_2$	„	=	„ a	usw.

usw.

Geht schon hieraus die Periodizität der Drüse hervor, so fügt Krijgsman einen weiteren Beweis hinzu. Er berechnet für die Ausscheidungsphase die Anzahl der sezernierenden Follikel in Prozenten aller Follikel einer Einheit (Gesichtsfeld im Mikroskop bei bestimmter Vergrößerung) und trägt die gefundenen Werte in ein Koordinatensystem (Fig. 472, ——) ein. Es wird ohne weiteres klar, daß innerhalb von 6 Stunden zwei Sekretschübe auftreten, $1^1/_2$ Stunden und 4 Stunden nach Fütterungsanfang. Diese auf histologischer Grundlage gewonnene Erkenntnis einer Periodizität mußte sich auch auf Grund chemischer Vorgänge zeigen; d. h. wenn die Granulazellen wirklich Fermentzellen und die Einschlüsse wirklich Fermente sind, so mußte nach jedem Sekretschub die Ferment- bzw. Verdauungskraft des Saftes steigen. Krijgsman ließ jeweils auf Kartoffelscheiben den unverdünnten Saft einwirken und fand folgende Zeiten, die zur Verdauung erforderlich waren:

Fig. 472.



Helix pomatia. Mitteldarmdrüsen-Sekretion. Histologische Durchschnittskurve (——— Linie) und chemische Durchschnittskurve (- - - - - - - - - Linie). — Nach Krijgsman.

Stunden nach Fütterungsanfang	Verdauungsstunden		Stunden nach Fütterungsanfang	Verdauungsstunden	
	Serie I	Serie II		Serie I	Serie II
Hunger	28	31	$3^1/_2$	18	7
$^1/_2$	21	22	4	19	17
1	23	23	$4^1/_2$	17	19
$1^1/_2$	$22^1/_2$	$20^1/_2$	5	$18^1/_2$	$19^1/_2$
2	6	7	$5^1/_2$	$6^1/_2$	15
$2^1/_2$	$5^1/_2$	$6^1/_2$	6	4	5
3	7	4			

Die Periodizität wird an Hand einer Kurve (Fig. 472, ------) noch deutlicher. Kombinieren wir jetzt die beiden Durchschnittskurven, so wird deutlich (Fig. 472), daß einer maximalen Ausscheidung rasch ein Maximum der Verdauungskraft folgt. So ist also sicher erwiesen, daß die Ferment-(Sekret-)Zellen tatsächlich die Aufgabe der Fermentbildung haben.

Noch von einer ganz anderen Seite erhielt diese Auffassung eine Stütze. Cuénot (750) injizierte in die Leibeshöhle verschiedener Pulmonaten (*Helix*, *Cepaea*, *Arianta*, *Arion*, *Limax*, *Lymnaea*, *Planorbis*) Lösungen von Farbstoffen (Säurefuchsin, Dahlia u. a.) und fand diese Stoffe dann in den Fermentzellen und in einer anderen Zellart, die er von ersteren als „cellules cyanophiles" unterscheiden will. Allerdings führen ihn diese Versuche zu irrigen Schlüssen. Er hält diese Zellen, entgegen Biedermann u. Moritz, für reine Exkretionszellen, wobei er aber übersieht, daß sich auch Sekretzellen mit manchen, dem Blute beigemengten fremden Substanzen beladen und diese mit dem Sekret ausscheiden können (Jordan, 2730). Fraglich bleibt nur, ob sich die „cellules cyanophiles" wirklich vorfinden, bzw. ob sich ihre Individualität wird beweisen lassen können.

Aus der Kurve der Figur 472 (——) wird weiter deutlich, daß beim Hungertier (Ordinate O) relativ viel (40 %) sezernierende Follikel auftreten. Krijgsman schließt daraus, daß auch während des Hungers eine rhythmische Sekretion stattfindet. Daß „wohl kaum jemals eine völlig Unterbrechung der Sekretion eintritt", geben auch Biedermann u. Moritz an und war schon Weber bekannt.

δ) Resorption der Nahrung.

Daß der Nahrungsbrei nicht nur im Magen, sondern auch in den Gängen der Mitteldarmdrüse zu finden ist, war bereits Cuvier bekannt. Moritz u. Biedermann (691, 692) konnten Angaben von Yung und Barfurth (1059, 2194), nach denen Chlorophyll bei Kohlblätterfütterung in der Drüse (Yung) bzw. Mehlbrei bis in die letzten Enden der Drüsengänge zu verfolgen sei, bestätigen. Zugleich aber zeigten sie, auf welche Weise die Nahrung in die Mitteldarmdrüse gelangt. Nach Freilegen der Mündungsstelle sahen sie, „wie von Zeit zu Zeit, oft ruckweise, größere und kleinere Nahrungsbröckel durch eine plötzlich entstehende Flüssigkeitsströmung in das Innere der Drüse hinein getrieben werden. Manchmal tritt bald darauf eine Gegenströmung auf, durch welche die Partikel wieder magenwärts verschoben werden, um im nächsten Augenblick mit verstärkter Gewalt vorwärtszuströmen. In anderen Fällen bemerkt man ein gleichmäßiges, ziemlich langsames Vorrücken der Inhaltsmassen des stark gefüllten Ganges. ... Die Bewegungen werden erzeugt durch die Muskulatur des Magens (und des Kropfes), dann durch die Muskulatur der Leberacini" (B. u. M.). Daneben mag wohl auch der Flimmerbewegung eine Rolle beim Transport zukommen. Die mancherlei Falten und Wülste, die in der Gegend der Mündungsstellen der Mitteldarmdrüse angetroffen

werden (s. S. 347, 887), regeln diesen Ein- und Austritt des Chymus; in welcher Weise ist zunächst noch nicht nachgewiesen, doch vermutet worden.

Das Eindringen der Nahrung in die Mitteldarmdrüse ist aber für die Tiere von größter physiologischer Bedeutung; denn die Drüse ist nicht nur ein Sekretions-, sondern auch ein Resorptionsorgan. Dieser Funktion dient die zweite Zellart der Mitteldarmdrüse, die Resorptions- (Leber-) Zellen. Sie sind von größeren Vakuolen durchsetzt, in denen sich bei gefütterten Tieren Körner finden, eben die aufgenommenen Nahrungs- bzw. Reservestoffe. Daß es sich hier tatsächlich um resorbierende Zellen handelt, konnten Biedermann u. Moritz (692) bei *Helix pomatia* und besonders *Cepaea hortensis* nachweisen, wenn sie die Tiere mit fettreichen Substanzen fütterten. Dann ließ sich „ausnahmslos schon nach wenigen Stunden (3—6 Stunden) konstatieren", daß eben die Resorptionszellen reichlich Fett enthielten. Weder in den Magen- noch in den Darmzellen konnten die beiden Forscher Fetttröpfchen nachweisen, so daß hier also keine irgend erhebliche Aufnahme von Fett erfolgen kann und die Mitteldarmdrüse allein für die Fettresorption in Betracht kommt. Zu den gleichen Ergebnissen kam Cuénot (750), der verschiedene Pulmonaten mit Farbstoffen (Lakmus, Ammoniakcarmin, u. a.) fütterte und diese dann niemals in den Darmzellen, sondern nur in den Resorptionszellen der Mitteldarmdrüse fand. An den gleichen Stellen, und zwar nur dort, fanden Biedermann u. Moritz nach Fütterung mit durch Carmin gefärbten Eiweißflöckchen Rotfärbung, bzw. Cuénot nach Fütterung mit Eisensaccharat Eisen (Berliner-Blau-Reaktion). Wenn diesen gesicherten Befunden Angaben von Yung (1059) gegenüberstehen, nach denen im Magen Resorption statthabe, da der Mitteldarm stets frei von Zucker, im Magen aber solcher zu finden sei, so darf solche Annahme als irrig zurückgewiesen werden.

Über das Eindringen der Stoffe in die Zellen wissen wir nur wenig. Lediglich über die Fettaufnahme können wir auf Grund der Befunde von Biedermann u. Moritz einiges vermuten. „Die Fetttröpfchen sind anfangs außerordentlich klein. ... Sie liegen dann in der Regel in der Umgebung der rundlichen Vakuolen; ... doch bleibt der dem Lumen zugewendete Saum der betreffenden Zellen von Fetteinlagerungen ganz frei. ... Nach der schmal zulaufenden Basis derselben hin ordnen sich die Tröpfchen sehr oft in zierlichen Reihen, welche ohne Zweifel die Wege markieren, auf denen jene die Zellen schließlich verlassen." Bemerkenswert aber ist, daß die Fetttröpfchen erst gegen das untere Zellende zu sich mit Osmium intensiv schwarz färben, während sie im vorderen Teil „alle Abstufungen vom hellen Grau bis zum tiefen Schwarz erkennen lassen". Weisen schon diese Versuche daraufhin, daß es sich nicht nur um eine Einlagerung von reinem Fett handelt, sondern um eine Art Infiltration, so wird dies durch weitere Befunde zur Gewißheit. Mit Alkanna oder Sudan III gefärbtes Fett wird nie in gefärbtem Zustande aufgenommen. Es scheint somit

sicher, daß das Fett nur nach vorheriger chemischer Veränderung (Spaltung) resorbiert werden kann. Auffallend ist weiter auch, daß Biedermann u. Moritz bei *Limax cinereoniger* nach ausschließlicher Fütterung mit Schwarz- oder Weißbrot in den Resorptionszellen ebenso reichlich Fett feststellen konnten wie nach Fettfütterung. Die Tiere müssen also die Fähigkeit haben, Fett aus Kohlehydraten zu bilden. Anderseits stellten Erhard u. Zieglwallner (2297) fest, daß bei *Helix pomatia* nicht nur nach Fütterung mit den Monosacchariden Dextrose, Galaktose und Mannose sowie den Disaccharid Lactose Glykogen im Körper auftritt, sondern auch nach Öl-, Glycerin- und Stearinsäurefütterung (nicht aber Palmitin), daß die Schnecken also die Fähigkeit haben müssen, aus Fetten Kohlehydrate aufzubauen.

ε) Phagocytäre Aufnahme und Verdauung in der Mitteldarmdrüse.

Schon oben wurde angeführt, daß im Verdauungssaft der Pulmonaten in keiner Weise eine Protease nachzuweisen ist und daß gleichwohl eine Ausnutzung von Eiweiß statthat. Auf Grund dieser Tatsache kamen Biedermann u. Moritz zu der Ansicht, daß zur Proteolyse ein unmittelbarer Kontakt der Eiweißsubstanz mit den lebenden Drüsenzellen notwendig sein müsse. Nun konnte Enriques (2291) bei *Lymnaea stagnalis* in den Resorptionszellen der Mitteldarmdrüse intakte Pflanzenzellen feststellen, die nur auf dem Wege der Phagocytose dorthin gelangt sein konnten. Jordan*) vermochte dann bei *Helix* Phagocytose zu zeigen, durch Fütterung von Brotbrei, dem Carminpulver zugesetzt war. Nur die Resorptionszellen enthielten Carminkörnchen. Daß dann auf diesem Wege, und zwar nur auf diesem, auch Eiweiß aufgenommen wird, konnte kürzlich Peczenik (2682) bei *Lymnaea stagnalis* und *L. communis* sehr wahrscheinlich machen. Nach Fütterung von Eiweiß mit Tusche, Kongorot oder Lakmus beobachtete er oft einen der Oberfläche der Zellen aufgelagerten, aus feinsten, schwarzen Partikelchen bestehenden Belag, im Inneren aber kleine, tiefschwarze, kugelige Gebilde, offenbar Nahrungsballen. Diese lagern sich mehr und mehr zu traubenartigen Klumpen zusammen, die, anfangs unregelmäßig gerandet, schließlich eine scharfe Kontur erhalten. Erfolgte vorher reichlich Algenfütterung, so traten schwarze, grüne und gemischte Nahrungsballen auf. Lakmus, zunächst blaugefärbt, ändert sich bei Bildung der großen Kugeln in Rot. Wenn nun auch eine Umwallung der Nahrung durch pseudopodienartige Fortsätze von Peczenik nicht beobachtet werden konnte, so scheint eine derartige Aufnahme doch als einzig möglich, da ja Tusche als korpuskuläres, völlig unlösliches Material nicht bei der Verdauung sekundär in Lösung gehen und nach Eintritt in die Zelle dort präexistente Gebilde färben kann. Peczenik möchte nun

*) Jordan, H., Phagocytose und Resorption bei *Helix pomatia*. — Arch. Néerl. Phys., II, 1918 (Lit.-Verz. 2739).

allerdings im Anschluß an seine Versuche Sekretions- und Resorptionszellen nicht als physiologisch verschieden funktionierend getrennt wissen. Die Versuche von Biedermann u. Moritz dürften aber doch, von einigen vielleicht etwas strittigen Punkten abgesehen, die Ansicht einer Einheit beider Zellen kaum zu Recht bestehen lassen.

ζ) Physiologische Bedeutung des Dünndarms.

Wie schon erwähnt, konnten weder Yung (1059) noch Cuénot (750) oder Biedermann u. Moritz (691, 692) nach Fütterung mit gefärbtem oder vorbehandeltem Futter in irgendeiner Weise Feststellungen machen, daß von den Zellen des Dünndarmepithels absorbiert wird.*) „Sollte in Wirklichkeit aber", so sagt Jordan (2730) zusammenfassend, „dem Mittel- (und End-) Darm jegliche absorptive und fermentbildende Funktion fehlen, so müßten wir ihn als einen sehr ansehnlichen Kotbildungsapparat betrachten." Diesen negativen Befunden nun hält Simroth (2738) schon einen Einwand entgegen; die oft recht beträchtliche Länge des Darmes, besonders im Gegensatz zu dem kurzen Traktus der Fleischfresser (*Testacella*, *Atopos* u. a.), scheint es ihm „fast zur Gewißheit zu erheben, daß die Ausdehnung aus physiologischem Zwange gewonnen wurde, der doch wohl kein anderer sein konnte, als möglichste Ausnutzung der Nahrung durch Resorption". Auch die Bedeutung des langen Blinddarmes bei manchen Limaces, der keine Drüsen im Epithel enthält aber auch noch nie mit Chymus angefüllt gefunden wurde, kann nach Simroth nur die sein, der Nahrung vor dem Austritt noch flüssige Stoffe, also wohl Zucker, zu entziehen. Sicher ist zunächst, daß im Darm keine Phagocytose stattfindet, wovon sich auch kürzlich Jordan u. Begemann (2370) wieder überzeugen konnten. Nun gelang es Jordan und seinen Schülern Lam und Begemann (2739, 2370, 2371) nachzuweisen, daß der Darm von *Helix pomatia* nicht einfach semipermeabel ist, sondern eine Diffusionsmembran ohne echte Resorption darstellt. Schon Jordan u. Lam hatten festgestellt, daß durch die Darmzellen des Vorder- und Enddarmes eine starke Diffusion von Traubenzucker stattfindet, und zwar sowohl von innen nach außen wie umgekehrt. Ebenso konnte Eisen, aus der im Darm befindlichen Ferrocyannatriumlösung (6,7 %) ausgetreten, in der Außenflüssigkeit nachgewiesen werden, ohne daß Eisen in den Darmzellen aufzufinden gewesen wäre. Jordan u. Begemann prüften diese Diffusion quantitativ. Die Ergebnisse an Kropf, Mittel- und Enddarm sind in der Tabelle angeführt:

	Lösung	Glucose	Lösung	Glucose	Lösung	Glucose
Eingebracht . .	1,30 ccm	42,8 mg	1,00 ccm	32,9 mg	0,65 ccm	21,4 mg
Zurückgefunden	1,05 ccm	35,9 mg	0,82 ccm	27,8 mg	0,57 ccm	19,4 mg
Verlust	19%	16%	18%	15,5%	12%	9%
Zeitdauer . . .	71 Stunden		68 Stunden		44 Stunden	
Organ	Kropf		Darm		Darm	

*) Auf das Auftreten von Glykogen in den Darmzellen kommen wir später (S. 1036) zurück.

Der Darm ist also permeabel wie ein resorbierender Darm, ohne doch selbst zu resorbieren. So kommt also ein Teil der gelösten Nahrungsstoffe per diffusionem in das Blut, und der lange Darm hat für die Stoffausnützung eine Bedeutung, wenn es auch nicht viel ist, was auf diesem Wege (neben der ungleich wesentlicheren Phagocytose in der Mitteldarmdrüse) noch dem Tiere zugute kommt.

All diesen, jede Resorption negierenden Untersuchungen, stehen dann noch zwei Angaben gegenüber. v. Haffner (2339), der im Mitteldarm sogenannte Keulenzellen feststellte (s. S. 889), beobachtete in diesen Zellen nach reichlicher Fütterung das Auftreten von rundlichen Kügelchen, die im frischen Zustand eine gelbliche bis braune Farbe hatten und sich durch ihr Verhalten, Osmium gegenüber, als Fett erwiesen; sie verschwanden nach 2—3 Wochen Hungerzeit. Er nimmt also daraufhin an, daß diese Zellen Fett resorbieren können. Eine Bestätigung seiner Annahme erblickt er darin, daß nach Salatfütterung die Chloroblasten nicht nur im Dünndarmepithel, sondern auch in den Keulenzellen zu finden waren. Hier müßte dann allerdings eine Phagocytose stattgefunden haben. Die Anwesenheit von Fett aber allein scheint mir nicht genug beweisend, da das Fett ja auch von der Mitteldarmdrüse nach diesen Zellen als Reservestoff durch das Blut gelangt sein kann (vgl. Glykogen, S. 1036). Auf jeden Fall ist diese Angabe einer Nachuntersuchung wert.

Anders freilich scheint es nach Heidermanns (2680) bei Basommatophoren zu sein. Er prüfte bei *Lymnaea* das physiologische Verhalten des sogenannten Hintermagens mit dem „Coecum"; dessen „Flimmerepithel resorbiert in gleicher Weise wie das des übrigen Darmes Fett und Kohlehydrate". Zum Nachweis stopfte Heidermanns den Vorderarm bis zum Magen mit Fett und brachte die Stücke in Ringerlösung bei reichlichem Sauerstoffzustrom, dann zeigte sich stets eine Fettzunahme in den Zellen und zwar in den Flimmerzellen. Für die direkte Aufnahme von Kohlehydraten stellt er nicht so spezielle Versuche an, weist diese lediglich histiochemisch nach und fand Glykogen fast in allen Geweben, besonders im Epithel der Ausführgänge der Mitteldarmdrüse, außerdem im Darmepithel und vor allem im Bindegewebe. In der Mitteldarmdrüse liegt es nur im Bindegewebe nicht in den Epithelzellen. Ein exakter Beweis für die direkte Resorption durch die Darmzellen — Jordan u. Begemann stellten lediglich eine Diffusionsfähigkeit fest und nicht, wie Heidermanns angibt, eine Resorption — ist also damit nicht erbracht, und diese Befunde stehen noch durchaus mit den älteren Ansichten (s. S. 1033) im Einklang. Was das Fett aber anlangt, so liegen die Verhältnisse doch vielleicht anders, als bisher (nur für Stylommatophoren) angenommen wurde; doch bedarf es auch hier erneuter Untersuchungen.

η) Das Schicksal der absorbierten Nahrung.

„Wir haben allen Grund anzunehmen, daß die Resorptionszellen imstande sind, die Absorpta unmittelbar dem Organismus zur Verwendung

zu übergeben“ (Jordan 2730). Diese gelangen ziemlich wahrscheinlich zunächst in kleinere Lakunen im Bindegewebe der Mitteldarmdrüse und von dort in den großen Lebersinus, der im wesentlichen alle Räume der Leibeshöhle zwischen den Organen einnimmt. Von hier werden die Stoffe den einzelnen Geweben direkt zukommen.

Andererseits dürften die zur Mitteldarmdrüse führenden Äste der Arteria posterior, die in den erwähnten kleinen Bindegewebslakunen enden, als Zuleitungswege angesehen werden für die zur Sekretion nötigen Stoffe. Diese Annahme findet eine Stütze in Versuchen von Cuénot (750), der in die Leibeshöhle Farbstoffe injizierte, die dann in den Sekretzellen sich wiederfanden.

Daß aber schon in den Resorptionszellen ein Wiederaufbau der absorbierten Stoffe statthat, darf als sicher gelten. Oben (S. 1031) sahen wir, daß das Fett schon innerhalb dieser Zellen wieder zu Fett aufgebaut wird. Ebenso wird in ihnen Glykogen gebildet. Da aber die Hauptaufgabe dieser Zellen nicht die Speicherung, sondern eben die Aufnahme der Nahrungsstoffe ist, so wird verständlich, wenn hier die Stoffe nur zum kleineren Teil und für kürzere Zeit abgelagert werden, um bald nach anderen Stellen als Reservelager transportiert zu werden. Als solche Stoffbehälter kommen in erster Linie die Kalkzellen der Mitteldarmdrüse und die Leydigschen Zellen vornehmlich des Bindegewebes in Betracht, daneben vermögen aber auch andere Zellen zu speichern.

1. Glykogen und andere Kohlehydrate.

Als erster hat wohl Bernard das Vorhandensein von Glykogen bei *Limax* nachgewiesen. Krukenberg (2340) stellte es bei *Arion empiricorum* und *Helix pomatia* fest. Die ersten genaueren Untersuchungen aber machte Barfurth. Sowohl bei *Helix pomatia* wie *Arion empiricorum* und *Limax variegatus* tritt das erste Glykogen in den Bindegewebszellen (Leydigschen Zellen) der Mitteldarmdrüse auf, dann auch in den Kalkzellen und Resorptionszellen. Die folgende Tabelle zeigt, nach welcher Zeit das Glykogen nachzuweisen war.

Tier	Fastenzeit	Futter	Untersucht nach Beginn des Fressens	Glykogen im „Leber“-Bindegewebe	Glykogen im „Leber“-Epithel
Limax variegatus	40 Tage	Zuckerreiches Weißbrot	$8^3/_4$ Stunden	0	0
„ „	„ „	„	9 „	+	0
„ „	38 „	„	11 „	+	+
„ „	37 „	„	9 „	+	+
„ „	35 „	„	10 „	0	0
„ „	„ „	„	$10^1/_4$ „	+	+
„ „	30 „	„	$9^1/_2$ „	0	0
„ „	„ „	„	$9^3/_4$ „	+	0
Helix pomatia	82 „	Schwarzbrot	5 Tage	+	+
„ „	65 „	„	24 Stunden	+	0

Für *Limax variegatus* ergibt sich also als Zeit des ersten Auftretens etwa die 9. bis 10. Stunde nach Beginn der Fütterung. Wenn nun bei *Limax* im Verhältnis zu *Helix* das Glykogen in den Zellen der Mitteldarmdrüse so bald aufzufinden war, so findet dies in den anatomischen Verhältnissen seine Erklärung. Während bei *Helix* sehr reichlich Bindegewebe und Leydigsche Zellen die Drüse umgeben, sind bei *Limax* diese Elemente nur spärlich entwickelt und daher bald mit dem Reservestoff erfüllt. Diese Angaben, so weit sie zunächst nur die Mitteldarmdrüse und ihr Bindegewebe betreffen, werden dann auch noch bestätigt durch Yung (1059; bei *Helix pomatia*) und Biedermann u. Moritz (692; für *Helix pomatia* und besonders *Cepaea hortensis*). Jordan (2730) aber glaubt, wohl mit Recht, die Befunde anders deuten zu sollen. Das Glykogen tritt nur deshalb zuerst in den Leydigschen Zellen auf und erst später in den Resorptionszellen, weil es in letzteren zunächst sehr bald auswandert, bis, wenn ich mich so ausdrücken darf, die im Bindegewebe lagernden Vorratsräume angefüllt sind.

Diesen positiven Angaben steht dann eine negative gegenüber. Frenzel*) konnte bei *Lymnaea* kein Glykogen nachweisen. Heidermanns (2680) aber zeigte, daß hier die Jodreaktion versagt, mit der Best'schen Methode hingegen stets Glykogen festzustellen sei. So schließen sich also auch die Basommatophoren durchaus an.

Nun treten aber neben den bisher erwähnten Glykogenspeichern noch andere auf, und wieder verdanken wir vornehmlich Barfurth die Angaben, wo und nach welchen Zeiten der Stoff nachzuweisen ist. Seine Befunde an *Limax variegatus* und *Helix* sind in der Tabelle auf folgender Seite zusammengestellt.

Trat also hiernach in der Eiweißdrüse Glykogen auf, so konnten es Erhard u. Zieglwallner (2297) an dieser Stelle nie finden, obwohl sie sonst ziemlich übereinstimmende Resultate erhielten.

Die Gesamtmenge des Glykogens im Körper der Schnecken ist nicht unbeträchtlich. So fand Yung (1059) in 1 kg *Helix pomatia* 5,650 g Glykogen. Daß an dieser Menge die Mitteldarmdrüse prozentual am meisten speichert, zeigt Barfurth (2195). Die Ergebnisse sind in der Tabelle auf Seite 1038 zusammengestellt.

So enthält also die Mitteldarmdrüse von 1,55 g fast ebensoviel Glykogen (0,052 g) wie der gesamte Rest von 18,246 g Frischgewicht (0,0641 g Glykogen). Hammarsten (2340) fand in der Mitteldarmdrüse von *Helix pomatia* im Herbst 1,72—1,75%, im März (Tier noch im Winterschlaf) 0,429% Glykogen.

Weitere Zahlenangaben, die zugleich einen annähernden Vergleich mit denen der Mitteldarmdrüse gestatten, finden wir für den Glykogengehalt der Speicheldrüsen. Lange (2405) erhielt bei *Arion empiricorum* aus 10,4 g frischen Drüsen 0,1352 g = 1,3% (oder 7,356% bezogen auf das

*) Frenzel, J., Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. — Nova Acta Leop. Carol. Akad., XLVIII, 1886 (Lit.-Verz. 2740).

Tier	Fasten-zeit	Art der Nahrung	Untersucht nach Beginn des Fressens	Glykogen wurde gefunden																			
				im Bindegewebe					im animalen Gewebe												in den Epithelien		
									der Drüsen					der Muskeln			der nervösen Elemente						
				Mitteldarmdrüse	Fuß	Gefäße	Darm	Haut	Mitteldarmdrüse	Speicheldrüse	Zwitterdrüse	Eiweißdrüse	Niere	des Fußes	des Fühlers	der Zunge	Schlundganglien	Periphere Nerven	Darm	Vas deferens	Penis
Limax variegatus	40 Tage	Zucker-reiches Weißbrot	$8^3/_4$ Std.	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
			9 „	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
			$9^1/_4$ „	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
	30 Tage		$9^3/_4$ „	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
			10 „	+	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
	37 Tage		9 „	+	+	+	+	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	+	−	−
			10 „	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
	21 Tage		$10^1/_4$ „	+	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
			$10^3/_4$ „	+	+	+	+	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	+	−	−
	33 Tage		11 „	+	+	+	+	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	+	−	−
			24 „	+	+	+	+	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+
	28 Tage		3 Tage	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	−	+	+	−	+	+	+
Helix pomatia	82 Tage	Schwarz-brot	5 „	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	−	+	+	−	+	+	+

Tier	Fastenzeit	Futter	getötet nach	Mitteldarmdrüse: Gewicht der frischen Substanz	Mitteldarmdrüse: Glykogen Gewicht	Mitteldarmdrüse: Glykogen % der frischen Substanz	Darm: Gewicht der frischen Substanz	Darm: Glykogen Gewicht	Darm: Glykogen % der frischen Substanz	Fuß: Gewicht der frischen Substanz	Fuß: Glykogen Gewicht	Fuß: Glykogen % der frischen Substanz	Übriger Körper: Gewicht der frischen Substanz	Übriger Körper: Glykogen Gewicht	Übriger Körper: Glykogen % der frischen Substanz
	Tage			g	g	%	g	g	%	g	g	%	g	g	%
Limax variegatus	21	Weißbrot	24 Std.	1,5500	0,0520	3,38	—	—	—	—	—	—	18,2468	0,0641	0,35
	28		3 Tagen	5,8880	0,3760	6,39	1,2000	0,0192	1,60	—	—	—	28,3768	0,5146	1,85
Helix pomatia	82	Schwarzbrot	5 Tagen	14,1000	0,8012	5,76	—	—	—	29,0000	0,9530	3,29	62,2000	1,2830	2,06

Trockengewicht von 1,8378 g). Gorka (2331) dagegen fand nur 5,03% (bezogen auf Trockensubstanz). Nach Bellion ist der Glykogengehalt je nach den Jahreszeiten (vgl. S. 1050) wechselnd und zwar in Prozent des frischen Gewebes:

Leber	0,47—5,7 %
Eiweißdrüse	0,40—9,7 „
Fußmuskeln	0,21—0,9 „

Daß neben dem Glykogen vielleicht noch andere Kohlehydrate auftreten können, wird durch eine Angabe Levy's (873) wahrscheinlich. Er stellte im Wasserextrakt der Mitteldarmdrüse fest, daß das Glykogen mit Sinistrin verunreinigt ist. Andere Mitteilungen fehlen. Zu vermuten aber ist die Anwesenheit von Pentosen, die nach Seillière (2490) wenigstens in das Blut übergehen.

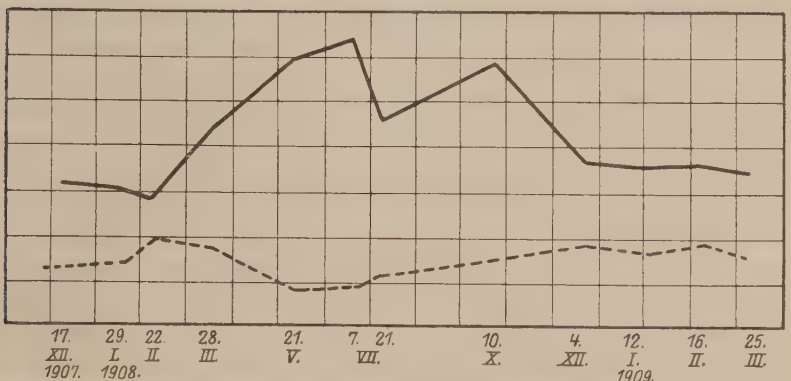
2. Fett.

Schon Biedermann und Moritz (692) stellten fest, daß das in den Resorptionszellen aufgenommene Fett kurz darauf in den Kalkzellen der Mitteldarmdrüse zu finden war. Auch die Leydig'schen Zellen erhalten geringe Mengen von Fett. Auffallend sind hier die Untersuchungen Deflandre's (761 und*). Nach ihr wird nur in den Monaten Mai und Juni Fett gespeichert; in den späteren Monaten erfolge dann eine Ab-

*) Deflandre, C., La fonction adipogénéque du foie dans la série animale. — Journ. Anat. Phys. Paris, XLI, 1905 (Lit.-Verz. 2740a).

nahme des Stoffes bis zum Schwund, und zwar würde dann das Fett in die Zwitterdrüse abgegeben. Die Periode der Speicherung gehe der Eiablage (allgemein der Sexualperiode) ein wenig vorauf. Entsprechend der etwas früheren Sexualperiode bei *Limax* beginne die Fettabnahme hier schon im April; Bellion (2726) konnte diese Angaben nicht bestätigen. Sie fand während des ganzen Jahres Fett in der Mitteldarmdrüse, der Eiweißdrüse und den Muskeln der *Helix pomatia*. Die Kurve (Fig. 473) zeigt ein deutliches Ansteigen der Menge vom Ende des Winterschlafes bis zum Wiederbeginn desselben. Dabei macht sich aber Ende Juni bzw. Anfang Juli ein plötzlicher, wenn auch nur vorübergehender Abfall bemerklich, der vielleicht im Sinne Deflandre's mit dem Beginn der Eiablage,

Fig. 473.



Kurve des Fettgehaltes von *Helix pomatia* in der Mitteldarmdrüse (————) und der Fußmuskulatur (- - - - - - -). — Nach Bellion.

d. h. erhöhter Tätigkeit der Drüsen des Genitalausführganges in Korrelation steht. Die Menge des Fettes beträgt in Prozent der frischen Gewebe:

Mitteldarmdrüse	0,86— 6,4%
Eiweißdrüse	0,27—10,8 „
Fußmuskeln	0,49— 2,0 „

Nach Levy (873) sollen im Alkohol- bzw. Ätherextrakt neben Fett auch Fettsäure, Ölsäure und Lecithin (Jecorin fehlt) vorhanden sein. Fraglich blieb dabei zunächst, ob es sich wirklich um Reservestoffe handelt. Dieser Zweifel darf aber wohl wegfallen, nachdem auch Bellion Lecithin nachwies, sowohl in der Mitteldarmdrüse wie in Eiweißdrüse und Fußmuskeln. Die Mengen, die sie zu verschiedenen Jahreszeiten fand, waren wechselnd (Fig. 474). In Prozent der frischen Substanz ergab sich:

Mitteldarmdrüse	0,14—0,55%
Eiweißdrüse	0,12—1,40 „
Fußmuskeln	0,07—0,40 „

3. Eiweißstoffe.

Es muß noch zweifelhaft bleiben, ob bzw. wo Eiweißstoffe etwa gegespeichert werden. Zwar geben sie Frenzel (2740) sowie Biedermann

u. Moritz (692) in den Resorptionszellen an, doch ist hierbei noch nicht erwiesen, ob es sich nicht um phagocytierte Granula handelt. Ebensowenig können die an Extrakten gefundenen Eiweißkörper und deren Derivate ein Zeichen dafür sein, daß diese Stoffe gespeichert wurden. Als solche werden angeführt:

Nucleoalbumin von Hammarsten (2340), mit der Zusammensetzung *C* 52,37%, *H* 6,81%, *N* 14,33%, *S* 1,06% und *P* 0,42%;

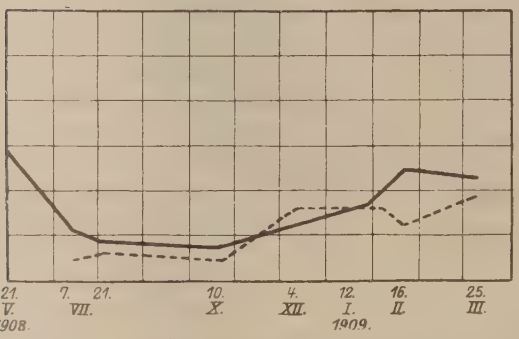
Globulin, das bei 66° koaguliert;

Hypoxanthin und einige durch Phosphorwolframsäure fällbare Basen (von Levy, 873).

4. Kalk.

Neben den bisher besprochenen für die Lebensvorgänge der Schnecken wichtigsten Stoffen vermögen die Tiere aber auch noch Kalk zu speichern, und zwar vornehmlich in den dem Epithel der Mitteldarmdrüse angehörenden Kalkzellen, die aber nach Frenzel bei den Basommatophoren fehlen. Diese Zellen sind mit kugeligen, stark lichtbrechenden Körnern oft dicht erfüllt. Barfurth (2194) wies nach, daß es sich um phosphorsauren Kalk handelt. Neben den Kalkzellen findet sich noch besonders in den Leydigschen Zellen der Blutgefäßwandungen (in erster Linie denen der Mitteldarmdrüse) Kalk gespeichert, hier aber als kohlensaurer Kalk.

Fig. 474.



Kurve des Lecithingehaltes von *Helix pomatia* in der Mitteldarmdrüse (————) und der Fußmuskulatur (- - - - - - -). — Nach Bellion.

β) Stoffwechsel während des Winterschlafes und des Hungers.

Daß es sich in allen bisher betrachteten Fällen tatsächlich um Reservestoffe handelt, wird sofort klar, wenn wir das Verhalten der Tiere bei besonderen periodisch auftretenden Lebensvorgängen bzw. beim Hunger beobachten. In beiden Fällen ist aber das Ergebnis ein verschiedenes, und wir wollen daher beides getrennt behandeln.

αα) Allgemeine Gewichtsabnahme.

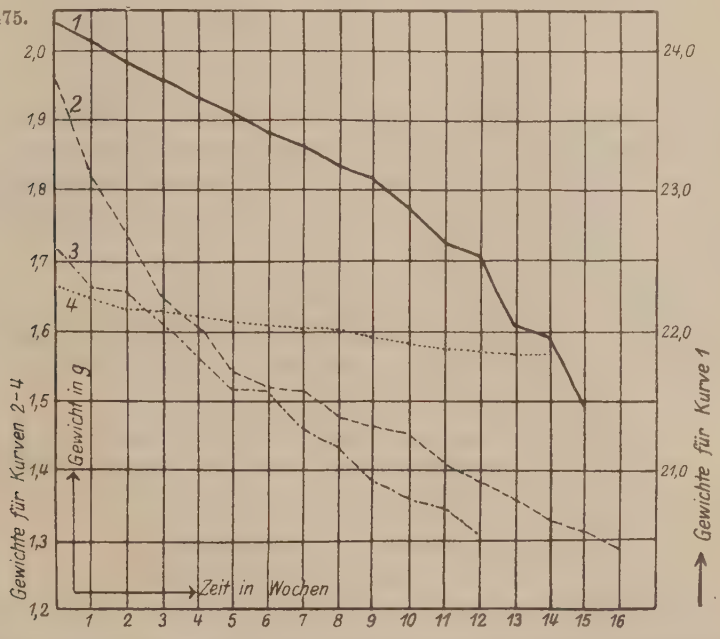
Schon Nüsslin (915) wies darauf hin, daß sich eine Gewichtsverminderung zusammensetzt aus den Gewichtsverlusten an Wasser, Exkrementen, Schleim und Kohlensäure als Folge der Atmung. Da nun, wie auch Künkel (2119) angibt, die Mengen dieser letzten Stoffe äußerst gering sind und zudem noch großenteils selbst aus Wasser bestehen, so

kann ohne große Fehler der gesamte Gewichtsverlust auf Rechnung des abgegeben Wassers gesetzt werden (s. S. 1042).

ββ) Winterschlaf.

Von einigen älteren, mehr allgemeinen Angaben und von einer kurzen Mitteilung Lambotte's (549) abgesehen, stellte als erste Krahelska (2387) genauer fest, welche Gewichtsabnahme verschiedene Schnecken während der Winterruhe erlitten. Sie fand (vgl. auch Fig. 475):

Fig. 475.



Kurven der Gewichtsabnahme für winterschlafende 1. *Helix pomatia*; 2. *Eulota fruticum*; 3. *Arianta arbustorum*; 4. *Leucochroa candidissima*. – Nach Krahelska, etwas geändert.

Tier	Dauer der Ruhezeit in Wochen	Ausgangsgewicht in g			Gewichtsverlust total in g			Gewichtsverlust in %		
		Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max	Min.	Mittel	Max.
Helix pomatia größere Tiere	14	21,382	24,168	28,810	1,882	2,764	3,385	7,50	10,60	14,90
Helix pomatia kleinere Tiere	12	16,730	18,705	19,900	2,155	2,360	2,795	10,82	12,61	14,05
Arianta arbustorum	12	1,017	1,715	2,185	0,287	0,409	0,635	18,48	23,84	28,99
Eulota fruticum	17	1,333	1,959	2,400	0,393	0,719	1,130	28,22	36,70	47,08
Leucochroa candidissima	15	1,193	1,665	2,135	0,085	0,098	0,128	4,44	5,88	10,76

Ganz ähnlich abfallende Kurven erhielt auch Bellion (2726) bei *Helix pomatia*, wobei sie zugleich feststellte, daß höhere Temperaturen den Abfall beschleunigten und das Endgewicht herabdrückten. Genauer untersuchte Kühn (2116) diese Abhängigkeit von der Temperatur bei *Helix pomatia* während 12 Wochen:

Temperatur	Gesamtgewichtsverlust	
	g	%
etwa 18° C	1,34	7,2
etwa 7—8° C	0,80	4,2

Der Unterschied erklärt sich eben leicht durch den bei höherer Temperatur erhöhten Stoffwechsel und die stärkere Wasserverdunstung.

Eingehender noch prüft Künkel (2119), wie weit die Gewichtsabnahme bzw. die Verdunstung des Wassers von der Temperatur und der Örtlichkeit abhängt. Er bildete 3 Gruppen.

I. Schnecken in offener Kiste im geheizten Zimmer.
II. Schnecken in offener Kiste im ungeheizten Zimmer.
III. Schnecken in offener Kiste in Hafer eingebettet im ungeheizten Zimmer.

Nach 5 Monaten Winterruhe betrug der Gewichtsverlust bei:

Gruppe	bezogen auf den beschalten Körper	bezogen auf den unbeschalten Körper
I	15,14 %	19,36 %
II	5,41 %	6,99 %
III	3,34 %	4,47 %

Der geringe Verlust bei Gruppe III rührt davon her, daß der Hafer die Verdunstung verzögerte. Bei *Helix pomatia*, die den Winter in freier Natur in der Erde zubringt, dürfte der Verlust noch geringer sein, da die Feuchtigkeit der Erde die Verdunstung noch weiter als trockener Hafer herabsetzen wird. Wenn Gredler*) bei ähnlichen Versuchen für die Schnecken, die in Hafer lagen, eine Gewichtszunahme konstatiert haben will, so beruhen diese Angaben, wie auch Künkel sagt, auf irgendwelchen Fehlern oder Ungenauigkeiten und dürfen sicher als falsch gelten.

Künkel prüfte dann noch, wie lange die Schnecken mit dem Wasser leben können, das sie nach erfolgter Eindeckelung erhalten, ohne Schaden zu leiden, und fand, daß die Tiere mit dieser Wassermenge eine Karenzzeit von 10—10$^1/_2$ Monaten durchmachen können.

c) Hunger.

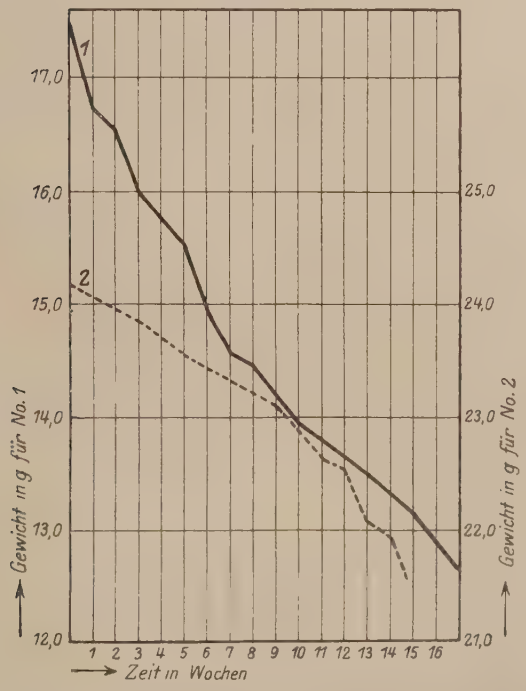
Die ersten planmäßigen Versuche über Gewichtsverlust durch Wasserabgabe bei Hunger machte Nüsslin (915). Er ließ *Helix pomatia* und

*) Gredler, V., Curiosum. — Nachr. bl. Deutsch. Malak. Ges., XXIV, 1892 (Lit.-Verz. 2741).

Arion empiricorum 45 Tage hungern. In bezug auf den Weichkörper reduzierte *Helix* ihr Gewicht um 33—54%, *Arion* um 50%; dabei erfolgt bei *Helix* deutlicher als bei *Arion*, die Gewichtsverminderung in den ersten 3 Tagen stärker als später, wo die Abnahme allmählich ist. Genauer stellte dann Slowtzoff (2701) den Verlust bei *Helix pomatia* während 54 Tage Hungerns fest:

Mittleres Gewicht	Vor dem Hungern g	Nach dem Hungern g	Verlust g
des ganzen Tieres	21,83	16,21	25,74
der Schale	8,51	6,34	25,50
der Weichteile	13,32	9,87	25,90

Fig. 476.



Gewichtsabnahmekurven 1. für hungernde, 2. für winterschlafende *Helix pomatia*. — Nach Krahelska, leicht geändert.

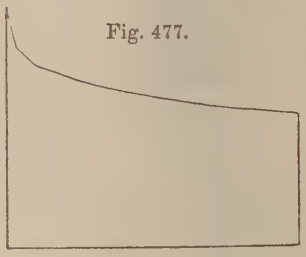
Bemerkenswert hierbei ist, daß die Schalen beim Hungern in dem gleichen Maße angegriffen werden wie die Weichkörper, d. h. die Schale kann kein absolut totes, vom Tier abgeschiedenes Gebilde sein, sondern muß mit diesem in einem gewissen physiologischen Zusammenhang stehen.

Krahelska (2387) ließ *Helix pomatia* 20 Wochen hungern und fand:

Ausgangsgewicht g			Gewichtsverlust totaler g			Gewichtsverlust %		
Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.
20,056	20,903	22,810	5,295	6,602	7,430	25,67	31,58	36,91
16,720	17,484	17,820	4,950	6,109	8,770	28,38	34,94	49,10

Vergleichen wir diese Kurve mit der einer Schnecke im Winterschlaf (Fig. 476), so fällt sofort der steilere Abfall und eine gewisse Unregelmäßigkeit der „Hungerkurve" auf. Diese Differenz findet eine Erklärung darin, daß beim Hungern (im Sommer) der Stoffwechsel und, wie wir noch genauer sehen werden, die Wasserverdunstung bei der höheren Temperatur höher ist. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch Kühn (2116); doch stellte er fest, daß der Abfall der Kurve bei Beginn der Hungerperiode beträchtlich stärker ist als später (Fig. 477).

Fig. 477.



Gewichtsabnahmekurve für *Helix pomatia*. – Nach Kühn.

Da nun der Wassergehalt der Tiere etwa 80—90% ausmacht, so wird man den Gewichtsverlust in erster Linie der Verdunstung zuschreiben. Am genauesten hat Künkel (2119) die Wasserabgabe und das Austrocknen untersucht.

Austrocknungsversuche mit Nacktschnecken.

Zunächst prüfte Künkel den Einfluß der Temperatur auf das Tempo der Austrocknung, und fand, wie zu erwarten, daß bei annähernd gleicher relativer Luftfeuchtigkeit der Gewichtsverlust bei höheren Temperaturen ein größerer war als bei niederen, wie die folgende Tabelle erkennen läßt:

Tier	Versuchsdauer	Mittlere Tagestemperatur	Mittlere relative Luftfeuchtigkeit	Ursprüngliches Gewicht	Gewichtsverlust in:		Mittlerer täglicher Gewichtsverlust
	Tage	°C	%	g	g	%	%
Limax cinereoniger	7	19,67	72,14	14,20	4,55	32,03	4,57
	7	12,42	73,28	13,40	1,97	14,71	2,10
	14	21,66	68,50	17,71	9,19	51,89	3,71
	15	13,78	70,78	17,93	5,31	29,63	1,97
Arion empiricorum	4	17,60	74,50	8,50	4,32	50,80	12,70
	4	11,53	73,25	7,87	1,31	16,63	4,16

Dabei erfolgt die Verdunstung am ersten Tag am raschesten, nimmt aber dann in der Regel mit jedem weiteren Tage mehr und mehr ab.

Weiter stellte er fest, daß kleinere Schnecken rascher austrocknen als größere, da sie eine relativ größere Oberfläche haben:

Tier	Versuchsdauer	Ursprüngliches Gewicht	Gewichtsverlust in		Mittlerer täglicher Gewichtsverlust
	Tage	g	g	%	%
Limax tenellus	2	0,755	0,365	48,34	24,17
	2	0,475	0,280	58,95	29,47
	2	0,325	0,260	79,99	39,99
Limax cinereoniger	4	17,12	2,43	14,19	3,55
	4	10,07	1,65	16,39	4,09
	4	6,35	1,94	30,55	7,64
Agriolimax agrestis	3	0,64	0,37	57,81	19,27
	3	0,60	0,36	59,99	19,99
	3	0,36	0,23	63,88	21,29
Arion empiricorum	6	6,72	1,83	27,25	4,54
	6	5,20	1,77	34,04	5,67
	6	2,98	1,89	63,42	10,57
Arion bourguignati	3/4	0,77	0,27	35,06	46,88
	3/4	0,415	0,22	53,01	70,60
	3/4	0,39	0,23	58,97	78,70

Sind die kleineren Tiere auch noch wesentlich jünger als die größeren, so tritt ein zweiter Faktor in Kraft, nämlich der, daß der zartere Hautmuskelschlauch die Verdunstung fördert. Stets aber ist für einen solchen Vergleich Voraussetzung, daß man von Tieren ausgeht, die einen relativ gleichen Wasservorrat besitzen.

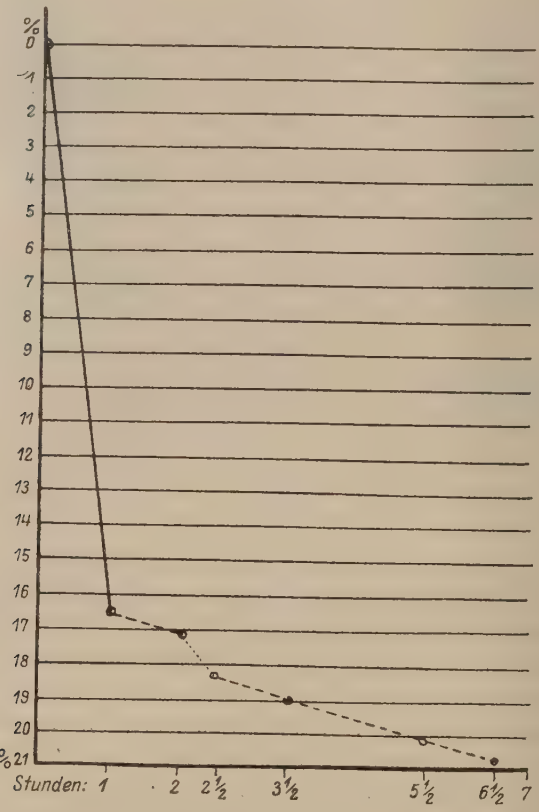
Den wesentlich rascheren Gewichtsverlust einer kriechenden Schnecke gegenüber einer ruhig sitzenden, die dann teils bedeckt, teils unbedeckt war, zeigt die Kurve (Fig. 478). Der *Limax variegatus* hatte während der einen Stunde einen Weg von 6,69 m zurückgelegt und dabei etwa 16,5 % seines Gewichtes verloren, während er in den darauf folgenden $4^1/_2$ Stunden nur etwa 4 % Gewicht einbüßte. Daß der wesentlich größere Verlust beim Kriechen auch durch den während der Bewegung abgeschiedenen (Fußdrüsen-) Schleim veranlaßt wird, scheint verständlich, doch gelang es Künkel nicht, das Gewicht dieses Schleimes zu ermitteln.

Die Austrocknungsgeschwindigkeit ist bei den verschiedenen Arten verschieden. *Arion empiricorum* und *Limax cinereoniger* haben die geringste Geschwindigkeit, *Limax arborum* und *Limax tenellus* die größte. Bei hohem

Wassergehalt ertragen die Tiere folgende Wasserverluste in Prozent des Körpergewichtes:

Limax tenellus	78 bis 80 %	*Arion empiricorum*	65 bis 66 %
„ *arborum*	75 „ 78 %	„ *hortensis*	60 „ 65 %
„ *cinereus*	75 „ 76 %	„ *bourguignati*	60 „ 65 %
„ *variegatus*	75 „ 76 %	„ *subfuscus*	60 „ 65 %
„ *cinereoniger*	65 „ 68 %	*Amalia marginata*	65 %
Agriolimax agrestis	65 „ 68 %		

Fig. 478.



Gewichtsverlust eines *Limax variegatus* (= *flavus*) von 6,250 g, der

a) kroch = ————,
b) ruhig saß und bedeckt war = - - - - - - -,
c) ruhig saß und nicht bedeckt war = ...

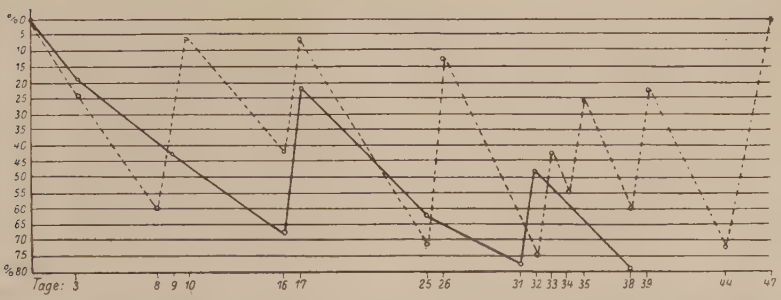
Nach Künkel.

Wie rasch die Schnecken den Verlust bei reichlicher Tränkung ersetzen können, zeigt die nebenstehende Kurve (Fig. 479) von *Limax cinereus*, der abwechselnd ausgetrocknet und getränkt wurde.

Austrocknungsversuche mit Gehäuseschnecken.

Der Gewichtsverlust, den Gehäuseschnecken haben, ist im Verhältnis zu dem der Nacktschnecken wesentlich geringer, sofern es sich um an-

Fig. 479.



Gewichtsschwankungen zweier *Limax cinereus*, die gleichzeitig und unter denselben Bedingungen abwechselnd ausgetrocknet und getränkt wurden. a) 9,30 g schweres Tier = ————; b) 5,14 g schweres Tier = - - - - - - - -. — Nach Künkel.

nähernd gleichgroße Tiere handelt. Für einen direkten Vergleich sind die Gewichte der Gehäuseschnecken auf das unbeschalte Tier bezogen:

Tier	Dauer der Austrocknung	Gewicht der Schnecke	Gewichtsverlust		
			im ganzen		täglich
	Tage	g	g	%	%
Succinea putris	3	0,610	0,165	27,05	9,00
Agriolimax agrestis	3	0,600	0,360	59,99	19,99
Limax tenellus	3	0,755	0,475	62,91	20,97
Limax arborum	1	0,685	0,355	51,82	51,82
Limax variegatus	3	5,180	1,780	34,37	11,46
Arion empiricorum	6	2,980	1,890	63,42	10,57
Arianta arbustorum	38	2,95	0,55	18,64	0,49
Arion empiricorum	6	2,98	1,89	63,42	10,57
Cepaea nemoralis	59	3,92	0,55	14,03	0,238
Arion empiricorum	6	3,37	1,56	46,19	7,69
Limax variegatus	4	3,45	1,94	56,25	14,062

Diese Unterschiede werden sofort verständlich, wenn man bedenkt, daß die Gehäuseschnecken in ihrer Schale ein Mittel haben, die Verdunstung für einen sehr großen Teil ihres Körpers wesentlich herabzusetzen. Dazu kommt aber, daß bei zunehmender Austrocknung sich die Tiere ganz in die Schale zurückziehen, wobei Aufhänge- und Schutzhäute gebildet werden, die die weitere Verdunstung stark zurückhalten. Die folgende Tabelle zeigt dies für *Arianta arbustorum* sehr deutlich:

Dauer der Austrocknung in Tagen	Die Schutzhäute wurden entfernt	Gewichtsverlust, bezogen auf die unbeschalten Tiere	
		im ganzen in %	täglich im Durchschnitt in %
25	so oft sie gebildet waren	40—50	1,8 —2,0
25	nie	17—19	0,68—0,76
38	alle 5 Tage	40,09—49,30	1,055—1,297
38	nie	18,64—24,08	0,49 —0,63
102	zweimal	45,08—53,51	0,442—0,524

Das Austrocknungsmaximum, welches Gehäuseschnecken ertragen, war in bezug auf das Gewicht des Weichkörpers für:

Succinea putris . . . . . 61 %
Arianta arbustorum . . . . . 58 %
Helix pomatia . . . . . 54 %
Chilotrema lapicida . . . . . 53 %
Cepaea nemoralis . . . . . 52 %

Dies Maximum wurde erreicht bei:

Succinea putris . . . . in 6 bis 10 Tagen
Arianta arbustorum . „ 3 bis 4 Monaten
Helix pomatia . . . . .
Chilotrema lapicida . . } „ 10 bis $10^1/_2$ „
Cepaea nemoralis . . .

Auch bei den Gehäuseschnecken ist der Verlust am Beginn des Versuches stets höher als später. Im einzelnen sind die Ergebnisse an beschalten Pulmonaten weniger einheitlich, weil eben die Möglichkeiten des Schutzes verschieden gebraucht werden.

Die Wirkung des Austrockens bzw. des Hungers.

Künkel stellte bei seinen Versuchen auch die allgemeine Wirkung der Karenz auf die Schnecken fest. Der Schleim wird zähflüssig und verhindert so eine Bewegung. Das Volumen der Tiere nimmt beträchtlich ab, sie schrumpfen ein. Die Blutmenge verringert sich stark; der Magensaft wird eingedickt; die Zellen der Mitteldarmdrüse können nicht oder nicht genügend sezernieren, da ihr Inhalt in festen Zustand übergeht; die Speicheldrüsen liefern nur ein zähflüssiges Sekret; ebenso wird der Inhalt der Drüsen des Genitalapparates ganz zäh. Aber weder die Keimdrüsen noch die Spermien verlieren ihre Lebensfähigkeit.

d) Gewichtsabnahme im einzelnen.

Wenden wir uns dann dem Verhalten der einzelnen Reservestoffe zu, so liegen Angaben, die alle Stoffe gleichmäßig zu erfassen suchen, nur von Slowtzoff (2701) für *Helix pomatia* vor:

Es enthalten	10 Stück Normaltiere	10 Stück Hungertiere	Absoluter Verlust	Verlust in
	g	g	g	%
Wasser	109,41	76,55	32,86	− 30,02
Trockensubstanz	23,79	22,15	1,64	− 6,89
Gesamtasche	2,68	1,95	0,73	− 27,24
Wasserlösliche Asche	1,51	0,36	1,15	− 76,10
Wasserunlösliche Asche	1,17	1,59	+0,42	+ 35,90
Organische Substanz	21,11	20,20	0,91	− 4,31
Ätherextrakt (Fett, Lecithin usw.)	1,21	0,26	0,95	− 78,51
Alkoholextrakt	0,61	0,12	0,49	− 80,30
Wasserextrakt	3,44	8,31	+4,87	+141,50
Kohlehydrate	0,83	0,05	0,78	− 93,98
Eiweiß	15,02	11,46	3,56	− 23,70

Die Zunahme der Wasserextrakte wird durch den Abbau der Eiweißkörper hervorgerufen. Auffallend ist aber die Vermehrung der wasserunlöslichen Salze (*Ca-* und *Mg*-Verbindungen). Eine Erklärung hierfür sucht Slowtzoff darin, daß ein Teil dieser Salze aus der Schale in den Körper zurücktritt, ohne ausgeschieden zu werden. Er prüfte nämlich auch den Verlust der einzelnen Stoffe in der Schale und fand:

Es enthalten	10 Stück Normal-Schalen	10 Stück Hunger-Schalen	Absoluter Verlust	Verlust in
	g	g	g	%
Frische Substanz	85,10	63,40	21,70	−25,74
Wasser	0,72	0,66	0,06	− 8,33
Trockensubstanz	84,38	62,74	21,64	−25,65
Stickstoff	0,22	0,16	0,06	−27,47
Organische Substanz	38,30	27,65	10,65	−27,81
Asche	46,08	35,09	10,99	−23,85
Wasserlösliche Asche	2,24	2,03	0,21	− 9,37
Wasserunlösliche Asche	43,84	33,06	10,78	−24,59

Nach Biedermann u. Moritz verschwindet das Fett zunächst aus den Resorptionszellen, dann aus den Kalkzellen und ist nach 2—4 Wochen Hungerns nicht mehr nachweisbar. Dabei spielt aber die Temperatur eine wesentliche Rolle, denn Deflandre (761) fand bei 38° das Fett schon nach 7 Tagen aufgebraucht.

Bei normaler Temperatur wird auch die Glykogenmenge immer geringer. Zunächst verschwindet das Glykogen nach Biedermann u. Moritz aus den Resorptionszellen, die nach 2—3wöchentlichem Hungern glykogenfrei sind. Barfurth (2194) fand folgende Zeiten:

Limax cinereus . . . . . nach 18 Tagen . . . . Leber ohne Glykogen,
Arion empiricorum . . . . . „ 20 „ . . . . „ „ „
Helix pomatia . . . . . „ 21 „ . . . . „ „ „

also rund nach 3 Wochen, was auch Yung bestätigt; Luchsinger*) aber gibt an, daß 4—6 Wochen erforderlich seien. Daß auch hier die Temperatur und die Bewegung eine nicht unwesentliche Rolle spielen, dürfen wir vermuten. So konstatierte Yung bei hungernden *Helix pomatia* im Sommer schon nach 14 Tagen das Fehlen des Glykogens in der Mitteldarmdrüse. Nicht ganz so sicher sind die Angaben, ob das Glykogen während der Winterruhe völlig aufgebraucht wird. Yung fand schon 4—5 Wochen nach Beginn der Winterruhe kein Glykogen mehr, und Barfurth (2195) konnte bei *Helix pomatia* und *Cepaea nemoralis* am 3. März, also gegen das Ende des Winterschlafes, in der Mitteldarmdrüse kein Glykogen mehr nachweisen. Dagegen vermochte Hammarsten (2340) dieses bei *Helix pomatia* Ende März noch immer in der Drüse zu konstatieren. Viel genauere Angaben bringt dann aber Bellion (2726; s. S. 1001) für *Helix pomatia*. Die Glykogenmengen betrugen:

Zeit und Bedingungen, unter denen sich die Tiere befanden		Bezogen auf die frischen Gewebe; in %		
		„Leber“	Eiweißdrüse	Fußmuskeln
14. V. 1907	Am Ende des Winterschlafes	1,50	2,2	0,50
30. V. „	aufgewacht und gefüttert	1,04	2,9	0,39
21. VI. „	in voller Tätigkeit	1,80	0,4	0,43
8. VII. „	„ „ „	2,40	1,4	0,80
7. X. „	aufgeweckt und gefüttert	3,40	—	—
26. X. „	„ „ „	4,00	2,1	0,58
12. XI. „	„ „ „	4,70	2,6	0,72
23. XI. „	eingedeckelt	5,04	3,2	0,698
20. XII. „	„	1,96	2,4	0,77
25. I. 1908	„	3,00	2,9	0,46
24. II. „	„	1,10	1,5	0,21
26. III. „	„	3,60	9,7	—
11. V. „	am Ende des Winterschlafes	0,47	3,7	0,91
11. VI. „	in voller Tätigkeit	2,30	3,1	0,33
21. VII. „	„ „ „	2,80	2,3	0,62
9. X. „	aufgeweckt und gefüttert	5,70	5,2	0,89
5. XII. „	mit durchsichtigem Deckel	4,41	4,4	0,37
7. I. 1909	eingedeckelt	3,80	1,1	0,24
12. II. „	„	2,60	4,4	0,77
30. III. „	„	2,40	3,9	0,52

Mit Beginn des Winterschlafes vermindert sich die Glykogenmenge und erreicht am Ende dieser Periode ihr Minimum, ohne aber ganz zu verschwinden. Hierzu stimmen auch die Befunde von Erhard u. Zieglwallner (2297); mit Ende Dezember beginnt die Abnahme der Glykogenmenge, bis am Schluß des Winterschlafes (April—Mai) nur noch eine geringe Menge übrig ist. Demgegenüber kommt Hesse (2351) zu der Ansicht,

*) Luchsinger, Zur Physiologie und Pathologie des Glykogens. — Dissert. Zürich, 1875 (Lit.-Verz. 2742).

daß eine sicher bestehende gesetzmäßige „Glykogenkurve“ im Sommer den niedrigsten Stand erreiche. Da nun die beim Eindeckeln vorhandene Menge unmöglich für die ganze Zeit des Winterschlafes ausreichen könne, müsse sich also neues Glykogen während der Verbrauchszeit abspalten und zwar aus Kohlehydrat-Seitenketten des Eiweißes.

Zweifellos findet ein Teil der einander widersprechenden Angaben eine Lösung darin, daß die Tiere bei verschieden hohen Temperaturen überwinterten. Andererseits dürfen aber der mehr oder weniger exakten Methodik manche abweichenden Angaben zugeschoben werden. So können wohl Schoendorff's Resultate (2481) hier als berichtigend gelten. Er bestimmte nach der Pflügerschen Methode den Glykogengehalt von mindestens 200 *Helix pomatia*, um die individuellen Schwankungen möglichst auszuschalten und einen Mittelwert zu erhalten. Seine Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Monat	Gesamtglykogengehalt %		Glykogengehalt des Körpers in %		Glykogengehalt der Mitteldarmdrüse in %	
	feuchte Substanz	Trocken-substanz	feuchte Substanz	Trocken-substanz	feuchte Substanz	Trocken-substanz
XII	1,736	9,11	—	—	—	—
XII	1,783	9,36	—	—	—	—
XII	1,760	9,23	—	—	—	—
XII	1,754	—	1,923	—	2,083	—
XII	1,910	9,55	1,850	9,48	2,324	9,45
I	1,855	9,56	—	—	—	—
II	1,760	8,75	—	—	—	—
III	1,089	5,32	1,087	5,41	1,071	4,795

Eingedeckelte Schnecken erhalten also im Winterschlaf während der Monate Dezember bis März ihren Glykogengehalt konstant, und zwar beträgt er im Durchschnitt 1,8 % in der feuchten und etwa 9 % in der Trockensubstanz. Die Mitteldarmdrüse enthält ungefähr ebensoviel Glykogen wie der gesamte übrige Körper der Schnecke.

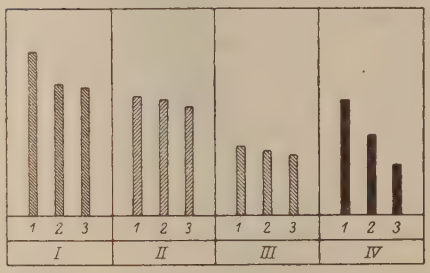
Weiter aber gibt uns Bellion's Arbeit Aufschluß über das Verhalten von **Fett** während der Winterruhe. Die Kurven (Fig. 475, 476) zeigen, daß der Verbrauch der Fettreserven der Mitteldarmdrüse gegen Ende des Winterschlafes besonders bemerkbar wird. Dagegen häuft sich das Lecithin gerade während der Überwinterung. Für den Fettverbrauch geben auch Erhard u. Zieglwallner Ähnliches an. Bis zum Januar etwa bleibt die Menge konstant. Von Anfang Februar an beginnt dann allmählich eine Abnahme, bis am Ende des Winterschlafes (April—Mai) alles Fett aufgebraucht ist. In letzterer Angabe stehen die Befunde denen Bellion's gegenüber, die auch dann noch Fett nachweisen konnte.

Was endlich den **Kalk** anlangt, so wird er bei den Gehäuseschnecken zum Bau der Schale bzw. des Epiphragmas verwendet. Den Nachweis hierfür hat Barfurth erbracht. Sowohl nach Schalenverletzungen wie

nach der Bildung des Winterdeckels sinkt der Aschengehalt der Mitteldarmdrüse beträchtlich, und im frischen Gewebe ist Kalk nicht oder nur in geringem Maße festzustellen (vgl. unten). Bei den Nacktschnecken dagegen dürfte der Kalk fast ausschließlich zur Bildung des kalkreichen Schleimes Verwendung finden (Barfurth, 2194).

Daß aber auch Drüsensekrete bei Hunger völlig verschwinden können, zeigte Krahelska (2389) an der Eiweißdrüse von *Helix pomatia*. Nach 6-monatigem Hunger ist der gesamte Drüseninhalt verschwunden. Geringer, aber doch deutlich ist die Reduktion während des Winterschlafes (Fig. 480, IV). Ein Vergleich mit anderen Teilen des Genitalapparates zeigt (Fig. 480), daß, wie zu erwarten, die drüsigen Teile (Spermovidukt, Eiweißdrüse) stärker reduziert werden als nicht drüsige (Vagina, Pfeilsack, Vas deferens).

Fig. 480.



Graphische Darstellung der Länge einiger Organe des Genitalapparates von *Helix pomatia*. — I. Ovidukt; II. Vas deferens; III. Vagina mit Pfeilsack; IV. Eiweißdrüse; 1. normaler Zustand; 2. nach dem Winterschlaf; 3. nach 6-monatigem Hungern. — Nach Krahelska, leicht geändert.

i) Chemische Zusammensetzung der Mitteldarmdrüse.

Bei der Wichtigkeit der Mitteldarmdrüse für die Lebenstätigkeit der Schnecken dürfte schließlich auch noch die chemische Zusammensetzung dieses Organes interessieren. Die Resultate solcher Untersuchungen können allerdings auf große Richtigkeit keinen Anspruch machen, da es stets unsicher bleiben muß, inwieweit die gefundenen Stoffe wirklich dem Drüsengewebe oder etwa den im Drüsenlumen befindlichen Nahrungssubstanzen entstammen. Immerhin läßt sich doch ein ungefähres Bild gewinnen.

Über die organischen Stoffe (Kohlehydrate, Fett, Eiweißkörper) haben wir schon oben alles Wesentliche angeführt. So bleibt hier nur die Zusammensetzung aus Mineralbestandteilen, von denen der Kalk, hauptsächlich als phosphorsaurer Kalk, in seiner Eigenschaft als Reservestoff ebenfalls schon erwähnt worden ist. Die Asche der Mitteldarmdrüse von *Helix pomatia* ist in % der Trockensubstanz:

Monat	Barfurth (2194)	Levy (873)
Dezember	10,26	11,16
Februar	—	10,30
Mai	20,24	20,30
September . . .	25,72	—
Oktober	10,50	—

Nach Levy haben wir also bei Wintertieren rund 74% Wasser, bei Sommertieren rund 75,5%. Nach Bellion ergibt sich im Sommer etwa 70 bis 75%, im Winter aber nur 60 bis 70% Wassergehalt der Mitteldarmdrüse.

Die Asche besteht nach Levy aus: *K*, *Na*, *Ca*, *Mg*, *Cl*, H_2SO_4, H_3PO_4, CO_2, SiO_2, etwas *Mn* und Spuren von *Fe*; doch fehlte den Sommertieren SiO_2. Genauere Angaben macht Barfurth:

Tier	100 Teile Asche der Mitteldarmdrüse von *Helix pomatia* enthalten:						
	P_2O_5	CaO	MgO	SO_3	Fe_2O_3	SiO_2	Cl
eingedeckelt	56,56	26,24	11,79	0,45	0,38	Spur	0,84
gut gefüttert	55,05	26,04	11,12	0,68	0,52	Spur	0,98
Mittel aus 4 Analysen	55,32	25,93	11,31	0,61	0,48	Spur	0,87

Hieraus berechnet Barfurth die Aschenbestandteile in ihren natürlichen Verbindungen, wie die folgende Aufstellung zeigt:

Phosphorsaurer Kalk	57,83
Phosphorsaure Magnesia	31,39
Phosphorsaures Natron (+ wenig Kali)	7,37
Phosphorsaures Eisenoxyd	0,74
Schwefelsaurer Kalk	1,04
Kieselsäure	Spuren
Chlornatrium	1,43
	99,80

Der Eisengehalt ist hier also nicht so klein, wie Levy angibt. Auch Dastre u. Floresco (2267) finden mehr:

Tier	Es enthält:	
	1 g Trockensubstanz der Mitteldarmdrüse	1 g Trockensubstanz des restlichen Körpers
Helix pomatia	0,098 mg *Fe*	0,021 mg *Fe*
Cepaea hortensis	0,15 mg *Fe*	0,024 mg *Fe*

Im Winter fand sich die gleiche Menge, eher noch etwas mehr.

Wenn diese Autoren daraufhin von einer „fonction martial" und einer oxydativen Leistung des Eisens reden, so wäre zunächst das Verhalten bei eisenfreier Nahrung zu prüfen, da die Mitteldarmdrüse Eisen lebhaft resorbieren kann.

k) Die Pigmente der Mitteldarmdrüse.

Die älteren Annahmen, daß die Mitteldarmdrüse der Schnecken der Wirbeltierleber analog zu setzen sei, veranlaßten, wiederholt nach Gallenfarbstoffen zu suchen; aber weder Levy (873) noch MacMunn (881) konnten solche bei *Helix* auffinden. Ebenso sind die Angaben von Chlorophyll, sogenanntem Enterochlorophyll (MacMunn) oder Hepatochlorophyll

(Dastre u. Floresco), als irrig anzusehen, nachdem Phagocytose in der Mitteldarmdrüse festgestellt worden ist (MacMunn 2420; Dastre u. Floresco 760, 2266, 2743*).

Was die Farbstoffe der Mitteldarmdrüse anlangt, so unterscheiden Dastre u. Floresco (2266, 2743) zwei verschiedene Gruppen.

a) Wasserlösliches Pigment, rotbraun und stark eisenhaltig (1 g Trockensubstanz enthält 0,48 mg *Fe*), dessen Spektrum 2 Streifen im Grün zwischen D und F enthält, den einen zwischen 59—62, den anderen zwischen 68—72. Dieses Pigment, das sich auch im Darmsaft findet, soll Hämochromogen ($C_{32}H_{30}Az_4FeO_2$) sein.

b) Alkohol-chloroformlösliches Pigment, dessen Spektrum mit dem des Chlorophylls übereinstimmt und also das Hepatochlorophyll ist (s. o.).

Nun fanden sie aber beide Pigmente auch in der Schale von *Helix aspersa* und nehmen an, daß die „Leber" eben diese Farbstoffe speichere, um sie gegebenenfalls an die Schale (beim Wachstum) abgeben zu können. Es muß dahingestellt bleiben, wieweit diese Annahme berechtigt ist.

l) Die Mitteldarmdrüse als Exkretions- und Schutzorgan.

Haben wir bisher in der Mitteldarmdrüse ein Organ kennengelernt, das zugleich der Sekretion und Resorption dient, so soll sie nach Cuénot (750) noch zwei weitere Funktionen haben. Die eine, die Funktion als Exkretionsorgan, wurde schon oben (S. 1030) in anderem Zusammenhange erwähnt und zugleich angedeutet, daß die Resultate, die auf Grund der Injektionsversuche gewonnen wurden, noch nicht beweisend für die Annahme einer Exkretion sein können.

Die zweite Funktion sei die eines Schutzorganes. Beließ Cuénot Basommatophoren in mit Farbstoff versetztem Wasser, so nahmen die Tiere zugleich mit den Algen die Farbe auf. Nach wenigen Tagen war die „Leber" stark gefärbt und der Farbstoff in den Ferment-, Sekret- und „cyanophilen" Zellen zu finden, nie aber auch nur eine Spur in anderen Geweben oder im Blut. Vielmehr gelange die gesamte Menge des Farbstoffes wieder in den Darmkanal. Diese Schutzwirkung („fonction d'arrêt") mache es den Schnecken möglich, Aconit- und Digitalispflanzen, Euphorbien und giftige Solanaceen sowie Giftpilze als Nahrung aufzunehmen; die Giftstoffe würden in der Mitteldarmdrüse zurückgehalten. So fände auch die Behauptung, daß Todesfälle bei Menschen nach Genuß von Schnecken eingetreten seien, eine Stütze, und der Volksgebrauch, Schnecken vor dem Genuß erst längere Zeit hungern zu lasssen, sei also sehr vernünftig, da so die Giftstoffe zuvor eliminiert werden könnten.

Diesen Versuchen aber stehen andere von Heckel**) gegenüber. Er fütterte *Helix* und *Zonites* mit bleicarbonathaltigem Mehl und fand eine

*) Dastre, A., u. N. Floresco, Pigments du foie en général. II Pigments hépatiques chez les invertébrés. — Arch. Physiol. Norm. Path. Paris (5), X 1889 (Lit.-Verz. 2743).

**) Heckel, H., De quelques phenomènes de localisation minérale et organique dans les tissus d'animaux. — Journ. Anat. et Physiol. Paris, XI, 1875 (Lit.-Verz. 2744).

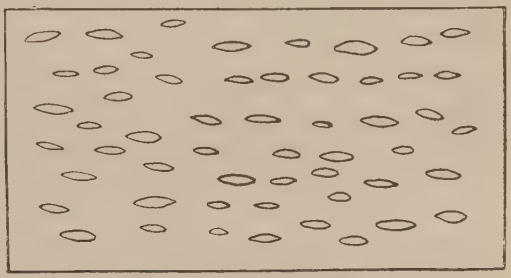
spezielle Anhäufung des Bleies im Zentralnervensystem. Bei *Bulimus porphyrostomus* hatte sich nach Verfütterung von Chlorsilber in der Leber wie auch in den Hautgebilden (allerdings reduziertes) metallisches Silber abgelagert. Somit werden also metallische Gifte nicht nur in der „Leber" angehäuft. Cuénot (750) glaubt diese Befunde aber dahin erklären zu sollen, daß diese Gifte eine schädigende Wirkung auf die Mitteldarmdrüse ausübten und deren Schutzwirkung aufhöben. Es bedarf hier also erneuter Untersuchungen, um diese Funktion der Drüse klarzustellen.

II. Sekretion von Schutz- und Nutzstoffen.

1. Der Schleim.

Der Schleim ist kein schädliches Exkret, sondern ein Stoff, der für die Existenz der Schnecken von allergrößter Bedeutung ist. Ehe wir darauf eingehen, wollen wir erst den Stoff als solchen kennenlernen. Die dickliche, zähflüssige Substanz, die bald wasserhell, bald rahmfarben sein kann, zeigt bei unseren Nacktschnecken eine charakteristische Färbung. So ist der Schleim von *Limax cinereoniger* und *L. cinereus* grünlich, von *Limax variegatus* und *L. tenellus* gelblich, von *Agriolimax agrestis* und *Amalia marginata* infolge beigemischten Kalkes milchweiß, ebenso bisweilen von *Arion empiricorum*, der sonst roten Schleim absondert. Unmittelbar nach der Entleerung finden sich in einer Grundmasse kleine, elliptische bis runde, 0,0055—0,0110 mm lange und 0,0033—0,0044 mm breite Körperchen, die Künkel (2119) als Schleimkörperchen bezeichnet (Fig. 481). An der Luft quellen sie rasch auf, zerplatzen und liefern eine homogene, schleimige Masse. Ähnliche „spindelförmige Körper" beobachtete schon Semper (993); doch hielt er sie für Zellkerne. Leydig (875) nannte diese Gebilde einfach „Spitzweckchen", ohne sich über ihre Herkunft zu äußern. Künkel läßt die Frage nach dem Ursprung der Schleimkörperchen offen. Zill (2550) nimmt die „wetzsteinförmigen Körperchen" für die Schleimbildung in Anspruch, ohne aber auf ihre Bildung einzugehen. Die Grundsubstanz enthält die gleichen Elemente, aus denen sich der Drüseninhalt zusammensetzt (s. S. 792). Von ganz besonderem Interesse ist nun

Fig. 481.



Schleimkörperchen von *Arion empiricorum*. — Vergr. 500 : 1. — Nach Künkel.

a) das Verhalten des Schleimes zum Wasser.

Künkel (2119) stellte zunächst fest, daß der Schleim nicht hygroskopisch ist. Wohl aber vermag der zur Kruste getrocknete Schleim ungeheuere Mengen von Wasser aufzunehmen, d. h. zu quellen, wie die folgenden Versuche Künkels zeigen:

Art	Gewicht des trockenen Schleimes	Dauer der Quellung in Stunden	Gewicht des gequollenen Schleimes	Menge des aufgenommenen Wassers	
				g	% des trock. Schl.
Arion empiricorum	0,027	3	1,055	1,028	3807,00
„ „	0,027	12	1,585	1,558	5770,37
Limax arborum	0,018	3	0,880	0,862	4788,88
„ „	0,018	5	1,540	1,522	8455,55
Limax variegatus	0,040	3	3,320	3,280	8200,00
„ „	0,040	12	4,630	4,590	11475,00
Agriolimax agrestis	0,010	2	0,350	0,340	3400,00
„ „	0,010	4	0,450	0,440	4400,00

Daß nicht nur der völlig ausgetrocknete Schleim Wasser aufsaugen kann, sondern auch der frisch sezernierte, zeigte Künkel ebenfalls. In diesem Falle hängt die Aufnahme davon ab, ob der Schleim einer schon wasserreichen oder einer wasserarmen Schnecke entstammt. So betrug bei mittlerem Wassergehalt der Schnecken der Gewichtszuwachs frisch abgeschiedenen Schleimes während eines 2-stündigen Aufenthaltes unter Wasser

200—255% bei *Helix pomatia*,
200—221% „ *Agriolimax agrestis*,

während Schleim wasserarmer Tiere nach einem Aufenthalt von 12 bis 14 Stunden unter Wasser an Gewicht zunahm,

um 1000—1047% bei *Arion empiricorum*,
„ 1000—1087% „ *Limax variegatus*.

b) Chemische Zusammensetzung des Schleimes.

Die ersten Analysen des Schleimes von *Limax* scheint Bracannot (2702; s. S. 966) gemacht zu haben. Er fand in der Asche $CaCO_3$, $Ca_3(PO_4)_2$, KCl, K_2SO_4 und K_2CO_3. Später untersuchte Eichwald (2289) speziell das Mucin der *Helix pomatia*, das einen Gehalt von 8,43—8,57% N haben soll. Landwehr (2402) gibt 8,7% N und 0,4% S an. Beide fanden, daß sich aus Mucin-Niederschlägen Zucker abspaltete, und zwar nahm Landwehr an, daß das Kohlehydrat nicht dem Mucin als solchem eigentümlich sei, sondern der Beimengung einer glykogenartigen Substanz, dem Achroglykogen entstamme. Alle diese Angaben sind aber recht unsicher. Beide Forscher extrahierten zerstückelte und zerriebene Schnecken mit Wasser. Auf diese Weise aber erhielten sie, wie Hammarsten (2340) dann zeigte, Gemenge, die vier verschiedene Proteinsubstanzen enthalten können: zwei eigentliche Mucine (Mantel- und Fußmucin), ein Glykoproteid aus der Eiweißdrüse und ein Nucleoalbumin aus der Leber. Hammarsten isolierte nun bei *Helix pomatia* die beiden Mucine und fand, daß das Sekret der Manteloberfläche eigentlich kein fertiges Mucin sei, sondern vielmehr ein Mucinogen, das unter Einwirkung von Alkali in Mucin verwandelt werden kann. Die elementare Zusammensetzung der Mucine gibt er, wie folgt, an:

Schleimart	C	H	N	S	Asche	Fe, Ca, P_2O_5
Mucinogen (Mantel) . .	50,30	6,84	13,62	1,71	0,33	Spuren
Mantelmucin	50,34	6,84	13,47	1,79	—	—
Fußmucin	50,45	6,79	13,66	1,60	1,02	—

c) Die biologische Bedeutung des Schleimes.

„Obgleich die eigentliche Schleimsubstanz gegenüber der in ihr aufgespeicherten Wassermenge verschwindend klein ist und erst durch diese ihre biologische Bedeutung erhält, ist sie für das Leben der Schnecken unentbehrlich“ (Künkel, 2119). Sowohl durch mechanische wie durch chemische, thermische und optische Reize wird eine Schleimausscheidung hervorgerufen, die eine vorteilhafte reflektorische Sekretion darstellt, dazu bestimmt, die Reizwirkung unschädlich zu machen.

Fast noch wichtiger ist die Bedeutung des Schleims für die Lokomotion. Schon Simroth*) sagt: „Keine unserer Schnecken vermag zu kriechen, ohne daß sie zwischen die Flächen des Körpers, die dabei einer Reibung ausgesetzt werden, und die, an welchen die Reibung, dem Anscheine nach, statthat, ein Schleimband einschaltet.“ Künkel kann das durchaus bestätigen. Dieses Schleimband klebt an der Unterlage, nicht aber an der Schneckensohle, wodurch es den Tieren möglich ist, an vertikalen Glasflächen emporzukriechen. Daß auch die Süßwasserschnecken eines solchen Schleimbandes bedürfen, wenn sie am Wasserspiegel entlangkriechen, haben Simroth (605), Willem (646) und andere festgestellt.

Die fadenziehende Eigenschaft des Schleimes gestattet vielen Schnecken, sich an Fäden herabzulassen („spinnende“ Schnecken). Als erster beobachtete wohl Hoy (531), wie sich ein *Limax* an einem langen Schleimfaden von einem Baum zur Erde herabließ; doch soll, nach v. Martens (565), bereits Lister diese Beobachtung bei *Limax cinereus* gemacht haben. Wiederholt konnte diese Fähigkeit festgestellt werden (Eimer, 495; Ballerstedt, 436; Lindinger, 557, 2125; Künkel, 2119 u. a.). Das Gewicht, das ein solcher Schleimfaden zu tragen hat, ist nicht gering. Noch erstaunlicher aber wird die Tragfähigkeit, wenn zwei *Limax maximus*, nach Adams (427) und Fischer (2006), während der Begattung oft nur an einem Schleimfaden hängen. Daß auch Wasserschnecken oft an solchen Fäden hängen, gibt Eimer an.

2. Das Sekret der Eiweißdrüsen der Haut.

Die Funktion der Eiweißdrüsen ist nicht ohne weiteres erkennbar. Ihr Sekret reagiert acidophil; doch lassen sich daraus noch keine bestimmten Schlüsse ziehen. Immerhin sprechen gewisse Momente dafür, daß ihnen eine Wehrfunktion zuzusprechen ist. So zeigt Herfs (2346; 2348), daß die Drüsen gerade bei den Arten besonders stark entwickelt sind, bei denen andere Schutzmittel gegen äußere Feinde fehlen; sie treten z. B. bei den operkulaten Prosobranchiern sehr zurück. Die zurückgezogene Weinbergschnecke schließt die Schalenöffnung durch den Mantelwulst ab, die Süßwasserpulmonaten aber durch die Sohle. Entsprechend sind die

*) Simroth, H., Über die Bewegung und das Bewegungsorgan von *Cyclostoma elegans* und der einheimischen Schnecken überhaupt. — Zeitschr. Wiss. Zool., XXXVI, 1882 (Lit.-Verz. 2745).

Eiweißdrüsen bei *Helix pomatia* besonders zahlreich im Mantelwulst (und fehlen in der Sohle völlig), während sie bei den Basommatophoren gerade an der Sohle anzutreffen sind. Zu ähnlichen Schlüssen kommt Zill (2550), und so scheint die Annahme einer Wehrfunktion ziemlich sicher zu sein. Hoffmann hat auch für die Perinotaldrüsen der Vaginuliden (2359) ein gleiches Verhalten vermutet und sie direkt als Giftdrüsen bezeichnet. Ähnlich ist sicher auch die Funktion der Perinotaldrüsen der Oncidiellen zu deuten.

Trotzdem ist eine genauere, experimentelle Untersuchung erwünscht; denn Simroth's Fütterungsversuche, nach denen die Stücke von *Arion empiricorum* ekelerregend wirkten, in denen die acidophilen Drüsen besonders reichlich vorhanden waren, sind nicht ganz einwandfrei.

3. Exkretion.

a) Die Niere (Emunktorium).

In weitaus der Mehrzahl der Fälle wird angegeben, daß die Nierenzellen distal eine Vakuole mit braunen Konkrementen aufweisen. Wenn es auch nicht an Angaben fehlt, nach denen keine solchen geformten Elemente auftreten sollen (z. B. Rolle, 2470, für *Agriolimax agrestis*, *Arion hortensis* und *Planorbis corneus*), so kann man hierbei doch mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß nur durch Zufälligkeiten, etwa besondere Nahrung, die Einschlüsse ausgeblieben sind, sofern nicht (bei Alkoholmaterial) Reagenzien das Fehlen bedingt haben.

Die Größe dieser Konkremente ist sehr wechselnd und schwankt zwischen 1 bis 1,5 μ und 68 μ (Behme, 676); Simroth (s. o. S. 402, 406) kommt auf Grund der von Behme für *Buliminus*-, *Pupa*- und *Succinea*-Arten gegebenen Maße zu der Annahme, daß die Größe der Konkremente im umgekehrten Verhältnis zur Größe des Tieres stehe; doch lassen sich, wie schon Strohl (2516) angibt, auch gegenteilige Angaben machen, so daß eine derartige Proportionalität schwerlich anzunehmen ist, zumal jede theoretische Grundlage für eine solche Vorstellung fehlt.

Die meist rundlichen, aber auch ovalen oder drusenartig vereinten Konkremente sind im durchfallenden Lichte braun, im auffallenden glänzend weiß und im polarisierten doppelbrechend (Nalepa, 912, für *Zonites algirus*; Schoppe, 2483, für *Helix pomatia*). Sie besitzen einen oder mehrere Zentralkörper und um diese herum eine konzentrische Schichtung.

Weniger einheitlich sind die Angaben über die chemische Beschaffenheit dieser Konkremente. Im wesentlichen dürften sie aus Harnsäure bestehen. Nach Meckel (2425) und Nalepa (912) kommt aber daneben auch harnsaures Ammonium in Betracht, nach Bial (2204) und Ewald u. Krukenberg (2299, 2746*) Guanin, sowie nach Marchal (2422) Leucin. Stellen wir die Befunde chronologisch zusammen, so ergibt sich:

*) Ewald, A. u. Krukenberg, C. F. W., Über Besonderheit der Guaninablagerung bei Fischen. — Zeitschr. Biol., XIX, 1893 (Lit.-Verz. 2746).

Tier	Organ, bzw. Organteil	Chemischer Befund	Autor
Cepaea nemoralis *Limax maximus* *Lymnaea stagnalis* *Planorbis corneus*	Extrakt der ganzen Niere	Harnsäure	Jacobsen (2362)
Cepaea spec. *Helix* spec.	?	Harnsäure	Mylius*)
Helix pomatia	Konkremente	Harnsäure	Paasch (918)
Lymnaea spec. *Planorbis* spec. *Helix pomatia*	Nierenkonkremente	Harnsäure + harnsaures Ammonium	Meckel (2425)
Agriolimax agrestis	Konkremente	Harnsäure	Davy**)
Zonites algirus	Konkremente	Harnsäure	Sicard (1005)
Arion empiricorum *Buliminus montanus* *Physa fontinalis* *Vitrina elongata* *Succinea putris* *Helix pomatia*	Konkremente	meist Harnsäure	Krukenberg (2391)
Zonites algirus	Konkremente	Harnsäure; harnsaures Salz, Guanin	Nalepa (912)
Helix pomatia *Cepaea hortensis*	Extrakt der ganzen Niere	Harnsäure; Harnsäure + Guanin; Guanin	Ewald und Krukenberg (2299, 2746)
Limax flavus	?	Harnsäure	Mac Munn***)
Lymnaea stagnalis *Lymnaea palustris* *Physa acuta* *Planorbis corneus* *Helix aspersa* *Helix pomatia*	Nierenextrakt	Harnsäure	Letellier (2415)
Helix pomatia *Helix aspersa*	Nierenextrakt	Harnsäure: Leucin	Marchal (2422)
Helix pomatia	Nierenextrakt	Guanin	Bial (2204)
Helix pomatia	Konkremente	Guanin (leucomaine xanthique)	Cuénot (750)
Helix pomatia	Konkremente	Harnsäure	Cuénot (752)
Helix pomatia	Nephridialflüssigkeit	Harnsäure; harnsaures Natrium	Girod (793)
Helix pomatia	Konkremente	Urat	Schoppe (2483)
Helix pomatia *Limax variegatus*	Konkremente	Harnsäure	Lambertenghi (2399)

*) Mylius, C., Über das Vorkommen der Harnsäure in der Gartenschnecke und anderen Spezies der Gattung *Helix*. — Journ. prakt. Chemie, XX, 1840, fide v. Fürth (2317), (Lit.-Verz. 2747).

**) Davy, On the urinary secretion of fishes with some remarks on the secretion in other classes of animals. — Trans. R. Soc. Edinburgh, XXI, 1857 (Lit.-Verz. 2748).

***) Mac Munn, Note on a method of obtaining uricacid crystals from the Malpighian tubes and from the nephridium of pulmonate Mollusca. — Journ. Physiol., VII, 1886 (Lit.-Verz. 2749).

Die Angaben lauten zwar in der Mehrzahl der Fälle auf Harnsäure, in einigen, und zwar für gleiche Arten, auf Guanin; ja, nach Ewald u. Krukenberg (2746) soll bei *Cepaea hortensis* im November bald Guanin allein, bald Harnsäure allein, bald beides zugleich auftreten. Da die Tiere vorher 2—3 Wochen ohne Futter geblieben waren, wären also Einfluß der Nahrung und temporäres Auftreten auszuschließen. Überblicken wir aber in obiger Zusammenstellung die Ergebnisse, so finden wir auch bei anderen Arten solche Abweichungen, so daß vielleicht doch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen ist, daß zeitweilig Xanthinkörper allein, oder neben der Harnsäure, in größerer Menge auftreten. Lambertenghi erwähnt zwar auch Xanthinbasen, die aber aus der Kernsubstanz stammen sollen; sie könnten unter Umständen die Murexidprobe verdecken und andere Stoffe, etwa Guanin, vortäuschen. Schoppe gibt „Uratschalen" an, ohne aber chemische Untersuchungen angestellt zu haben. Außer Harnsäure und Guanin findet sich, nach Marchal, nur noch Leucin in geringer Menge. Es herrscht doch noch mancherlei Unsicherheit, und es bedarf erneuter Untersuchungen zu verschiedenen Zeiten und besonders in Abhängigkeit von der Nahrung.

Nirgends aber finden wir Harnstoff angegeben. Hier hat nun neuerdings Delaunay (2275, 2276, 2749a*) Angaben gemacht, wonach bei *Helix pomatia* und *Agriolimax agrestis* Harnstoff als regelmäßiges Stoffwechsel- und Ausscheidungsprodukt auftreten soll. Diese Angabe kann aber kaum die Ansicht, daß in der Regel Harnstoff fehlt, erschüttern. Dieses Fehlen sucht Przylecki**) durch das Vorhandensein einer Urease (bei *Helix pomatia* in den Weichteilen 43,2 mg) zu erklären; doch muß dahingestellt bleiben, ob eine solche Annahme überhaupt notwendig ist oder ob nicht die Ursache des Fehlens in anderen, inneren Bedingungen der Tiere zu suchen ist.

Zu den kristallinischen Bestandteilen tritt nun noch ein netzartiges, organisches Skelett oder Stroma, das plasmatischer Natur zu sein scheint (Schoppe, 2483; Cuénot, 750; Lambertenghi, 2399), obgleich Bial (2204) einen gewissen (tinktoriellen) Unterschied zwischen dem Stroma und Plasma gefunden haben will. Nur den kristallähnlichen (rhombischen) Konkrementen von *Hyalimax* soll nach Simroth (s. S. 406) ein Stroma fehlen.

Nun hatte schon Meckel (2425) beobachtet, daß zuerst am basalen Ende der Zelle kleine Exkretkörner sichtbar werden, während die distalen Konkremente erst später entstehen. Auch andere Forscher (Schoppe, Lambertenghi) fanden neben den großen viele kleine Granula. Den schon vermuteten Zusammenhang beider Gebilde macht dann Krahelska (2387) zur Gewißheit. Sie beobachtete bei *Arianta arbustorum* und *Helix*

*) Delaunay, H., Sur l'excretion azotée des gastropodes pulmonés. — C. R. Soc. Biol. Paris, XCIII, 1925 (Lit.-Verz. 2749a).

**) Przylecki, St. L., Présance et réparation de l'urease chez les invertébrés. — Arch. Intern. Phys., XX, 1922 (Lit.-Verz. 2749b).

pomatia am Grunde der Zellen neben gelbbraunen, lichtbrechenden Körnchen noch matte, farblose (haematophile) Körnchen, vermutlich organischer Natur, in geringer Zahl. Erstere sollen nun aufgelöst, zu den haematophilen umgearbeitet werden und dann zum distalen Ende gelangen, wo sie zu den Exkretklumpen verschmelzen, die sich nach und nach in die kristallinischen Konkremente umwandeln. Da nun die kleinsten und deshalb wohl jüngsten haematophilen Körnchen in unmittelbarer Nähe des Kernes liegen, so schließt Krahelska auf eine mögliche Beteiligung desselben an der Bildung der Körnchen. Schoppe konnte allerdings eine solche Beteiligung in keiner Weise feststellen.

Alle diese festen Exkretstoffe sind fast ausnahmslos von Vakuolen umgeben, in deren Mitte sie liegen. Gerade aus letzterem Verhalten schloß unter anderen Rolle (2470) auf einen viskös-gelatinösen Vakuoleninhalt. Indessen haben Lambertenghi und Krahelska darauf hingewiesen, daß eine solche Annahme nicht stichhaltig ist. An lebenden Zellen läßt sich bei Einlegen in Flüssigkeiten verschiedener Salzkonzentration eine Vergrößerung, bzw. Verkleinerung der Vakuole feststellen (Bial, Lambertenghi), so daß Bial zur Ansicht kam, die Vakuolen seien nur sekundäre Gebilde und vom allgemeinen Wassergehalt der Tiere abhängig. So sollten im Sommer, nach längerer Trockenheit und auch bei künstlicher Austrocknung die Vakuolen ganz verschwinden. Dieser Angabe aber steht Krahelska's Befund gegenüber, nach dem bei hungernden, trocken gehaltenen *Arianta arbustorum* gleichwohl Vakuolen vorhanden sind. Schon Meckel hatte die Notwendigkeit der Vakuolen für die Tätigkeit der Nephridialzelle postuliert, und Emeljanenko*) kommt bei *Helix pomatia* zu der ähnlichen Annahme. Allerdings ist nicht zu jeder Jahreszeit, in jedem Alter und bei jedem Ernährungszustand die Größe der Vakuolen die gleiche, und während des Winters sollen sie bisweilen ganz fehlen. Wieder liegen andere Angaben Krahelska's vor; auch in der Winterruhe sind Vakuolen vorhanden. Wenn also auch fast stets Vakuolen anzutreffen sind, so mögen unter gewissen Bedingungen, vor allem bei starker Austrockung wohl vornehmlich durch Wasserentzug, die Vakuolen immer kleiner werden bis zum völligen Schwund.

Daß nun die Exkretstoffe aus dem die Tiere reichlich umspülenden Blut stammen, darf als sicher gelten. Wie diese Stoffe in die Nephridialzellen gelangen, konnte Krahelska feststellen. Sie fand zunächst jenseits der Basalmembran der Nierenzellen im Blut die gleichen braungelben Körnchen, wie sie im basalen Teil der Zellen als Ausgangsform der Konkremente auftreten, und zwar entweder frei in den Blutlakunen oder im Inneren von Amoebocyten. Welche Kräfte den Durchtritt dieser Körnchen durch die Basalmembran bedingen, bleibt noch unbekannt. Wohl aber beschreibt Krahelska einzelne Phasen, die sich zwar auf

*) Emeljanenko, P., Über die Ausscheidung von Farbstoffen durch das Bojanus'sche Organ bei Mollusken. — Zeitschr. Biol. LIII, 1910 (Lit.-Verz. 2750).

Tiere (*Arianta arbustorum*) im Winterschlaf beziehen, aber vielleicht auch sonst Gültigkeit beanspruchen können. In dem einen Fall durchbrechen die Amoebocyten die Basalmembran, vielleicht unter teilweiser Auflösung der letzteren, jedenfalls nicht an präformierten Durchtrittsstellen (Stigmen, Stomata), und scheinen dann in den Zellen einer degenerativen Rückbildung und Auflösung zu unterliegen. Im anderen Fall wölbt sich die Basalmembran gegen die Nierenzelle vor bis zur Bildung eines Bläschens, in das die frei im Blut befindlichen Exkretkörner einrücken. So entsteht also eine „Basalmembran-Vakuole", die sich dann abschnürt und in den Basalteil der Nephridialzelle zu liegen kommt.

Was dann die Entleerung der Konkremente aus den Zellen anlangt, so liegen im wesentlichen übereinstimmende Angaben vor. Während die Mehrzahl der Forscher berichtet, daß die Konkremente durch Platzen der distalen Zellwand frei werden, d. h. also daß eine merokrine Entleerung stattfindet, gibt Girod (793) für *Helix pomatia* an, daß sich hier die ganze Zelle aus dem Epithelverband löse und durch deren Zerfall die Zelleinschlüsse frei würden. Er gründet diese Ansicht darauf, daß die Nephridialflüssigkeit stets Zelltrümmer enthalte. Krahelska (2387) weist diese Annahme zurück; nur funktionell erschöpfte Zellen können sich aus dem Verband des Epithels lösen, nur nach solchen degenerativen Erscheinungen können Zelltrümmer im Lumen der Niere angetroffen werden. Am genauesten gibt Krahelska die Entleerung bei *Helix pomatia* und *Arianta arbustorum* an. Sie unterscheidet:

a) Tröpfchenförmige Ausscheidung (Fig. 482, A). Junge Zellen, besonders am Lamellenscheitel, lassen durch den Zellsaum nackte Tropfen des flüssigen Exkretinhaltes austreten, d. h. gleichsam durchsickern.

b) Vesikuläre Ausscheidung (Fig. 482, B). Nimmt die Exkretflüssigkeit an Menge zu und treten in ihr Konkretionen auf, so wird ein mehr oder weniger großes Bläschen mit Exkretstoff beladen und mit einem protoplasmatischen Wandbelag abgeschnürt.

c) Defäkative Ausscheidung (Fig. 482, C). Sind die Konkremente zu groß, so platzt nur die vordere Zellwand, bzw. Vakuolenwand, und der Inhalt gelangt nach außen. Dieser Modus der Dehiszenz ist zu Zeiten intensiver Tätigkeit, also hauptsächlich im Sommer, der häufigste.

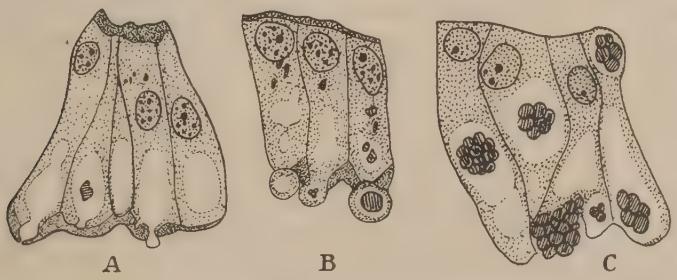
Als eine vierte Ausscheidungsart könnte dann auch die als pathologisch geltende holokrine Entleerung angeführt werden. Es ist klar, daß obige drei Modi von der Menge und Konsistenz der Exkrete abhängen und an derselben Zelle nacheinander auftreten können.

Die Entleerung der flüssigen und festen Exkretstoffe, die in das Nierenlumen gelangt sind, erfolgt nun kaum gleichmäßig, sondern in mehr oder weniger großen Abständen, d. h. periodisch. Dies vermutet unter anderen Buchner (720) für die Planorbiden, deren Nierenlumen bald mit Exkret-

körpern ganz erfüllt, bald ganz leer sei. Genauere Angaben macht Cuénot (752). Nach ihm erfolgt bei *Helix pomatia*, *Cepaea nemoralis* und *Limax maximus* die Entleerung aller 2 bis 6 Wochen, je nach der Stoffwechselintensität des Tieres rascher oder langsamer. Die dabei abgegebene Menge ist beträchtlich. Cuénot gibt solide Harnsäureklumpen von 4 bis 6 mg an. Während der Winterruhe sistiert, wie wir noch sehen werden, die Harnentleerung völlig.

Hedley (2014) beobachtete bei *Aneitea* eine stoßweise Abgabe der Nephridialexkrete. Pfeiffer (2027) erklärt das damit, daß bei diesen Formen die dorsale Seite des Vorhofes mit dem Anfangsteil des Ureters verwachsen sei, so daß die Herzbewegungen auf den Harnleiter einwirken könnten. Wesentlicher scheint mir aber hier, wie bei allen anderen, daß die der Atmung dienenden Kontraktionen der Mantelhöhlenwand unterstützend für die Bewegung der Exkretstoffe im Ureter hinzukommen. Ob

Fig. 482.



Arianta arbustorum. Nephrocyten. — A) tröpfchenförmige, B) vesikuläre, C) defäkative Ausscheidung. — Nach Krahelska, leicht geändert.

man den radiär gestellten Cilien der sogenannten Kalottenzellen eine Beteiligung an der Fortbewegung der Exkrete zuschreiben darf, bleibt ungewiß.

Die Tatsache nun, daß der primäre Ureter zahlreiche Falten aufweist und auffallend reichlich von Blut umspült wird, hat Veranlassung gegeben, dem Harnleiter noch andere Funktionen zuzuschreiben als nur die, die Exkretstoffe nach außen zu führen. Vor allem Simroth (s. o. S. 413; auch Täuber 2519 u. a.) hat die Ansicht einer Rückresorption überflüssig ausgeschiedener Stoffe im Ureter ausgesprochen. Die hierfür angeführten, besonderen Strukturen des Epithels lassen aber ebensogut eine exkretorische Funktion vermuten. Jedenfalls entbehrt Simroth's Annahme zunächst noch aller experimentellen Grundlage. Allerdings gilt dies auch für die gegenteilige Meinung, daß es im Anfangsteil des Harnleiters zur Abscheidung von Wasser und leicht löslichen Salzen, vor allem *NaCl* und ähnlichen, komme, wie sie von Plate (954), Deschamps (2288), Rolle (2470) u. a. geäußert wird. Trotzdem scheint eine solche Annahme doch wesentlich mehr für sich zu haben und erhält eine gewisse Stütze darin, daß im Inneren der Ureterzellen schon wiederholt körnchenartige Einschlüsse gefunden worden sind.

Eine ganz besondere Funktion schreibt Girod (793) dem Ureter von *Helix pomatia* zu, den er, im Gegensatz zur Niere, die er als „glande urique" bezeichnet, „glande alcaline spéciale" nennt. Hier werde ein Natriumsalz (einer noch unermittelten Säure) ausgeschieden, daß dann die Harnsäurekonkretionen in harnsaures Natrium überführe, wobei die Körner aufgelöst würden. So erkläre sich, daß am Ende des Ureters nie oder höchst selten, und dann korrodiert, Konkretionen zu finden seien. Cuénot (793) aber stellte fest, daß die Ureterflüssigkeit stets neutral, nie sauer sei, und die Konkretionen durchaus keine Korrosionen aufwiesen. So scheint also Girod's Ansicht widerlegt zu sein und ist auch seitdem nicht wieder ernstlich zur Diskussion gestellt worden.

Haben wir also im Ureter eine Stelle möglicher Ausscheidung von Wasser und leicht löslichen Salzen kennengelernt, so darf auch eine zweite Stelle nicht unbeachtet bleiben, an der eine ähnliche Funktion vermutet werden darf, das Perikard. Als sicher kann eine solche Annahme allerdings nur für *Lymnaea stagnalis* gelten, bei der Rolle (2470) eine atriale Perikardialdrüse auffand. Aber auch für *Planorbis carinatus*, bei der eine solche Drüse nicht entwickelt ist, ist Rolle von der gleichen Funktion der perikardialen Wandungen des Atriums überzeugt. Bedenken wir, daß hier, wie bei allen Pulmonaten, eine Verbindung zwischen Perikard und Niere besteht, der Renoperikardialgang, so scheint die Annahme, daß bei allen Formen im Perikard eine Ausscheidung von leicht löslichen Stoffen und Wasser per diffusionem erfolgt, viel für sich zu haben. Freilich steht ein exakter Beweis noch aus.

Nachdem wir bisher das Verhalten der Niere im normalen Zustand kennengelernt haben, bleibt noch die Darstellung ihrer Tätigkeit während der Winterruhe, bzw. während längerer Hunger- und Trockenperioden. Angaben hierüber verdanken wir Krahelska (2387). Sie stellte an *Arianta arbustorum* fest, daß während dieser Ruheperioden die exkretorische Tätigkeit des Nierenepithels nicht unterbrochen wird. Wohl aber unterbleibt jede Abgabe der Exkretstoffe aus den Zellen in das Lumen, bzw. nach außen. Die Konkretionen sammeln sich daher in den Nephridialzellen mehr und mehr an; ja, es kommt sogar während des Winterschlafes zu einer Vermehrung der Zellen selbst, so daß das Lumen beträchtlich an Größe einbüßt. Ein Wachstum der vorhandenen Zellen, d. h. eine Plasmavermehrung erfolgt nicht, sondern die Zellen strecken sich nur in die Länge (Fig. 138 c, S. 412). Das Exkretionsorgan wird also vorübergehend zu einem Speicherorgan. Erst nach dem Erwachen im Frühjahr wird der Nephridialinhalt entleert. Marchal (2422) gibt für eine etwa 17 g (mit Schale) wiegende Schnecke an, daß die Niere am Ende des Winterschlafes etwa 7 mg Harnsäure enthalte. Diese Menge entspricht annähernd der, die das Tier im wachen Zustand in ungefähr 3 Wochen entleert. In Anbetracht des herabgesetzten Stoffwechsels während der Ruhe ist diese relativ geringe Menge wohl erklärlich.

Im Hungerzustand haben wir fast die gleichen Verhältnisse wie während der Winterruhe. Auch hier unterbleibt jede Entleerung der Konkretionen. Aber es findet jetzt weder eine Vermehrung noch eine Verlängerung der Nephridialzellen statt. Im Gegenteil, die Zellen schrumpfen zusammen und erleiden pyknotische Veränderungen (Fig. 138 d, S. 412). Die Exkretstoffe sind meist nicht als größere Konkremente abgelagert, sondern in Form kleiner Kügelchen. Die Vakuolen bleiben aber erhalten, entgegen Bial's (2204) Angabe, der bei anhaltender Trockenheit die Vakuolen verschwinden sah (s. o. S. 1061).

b) Andere Exkretions- und Speicherorgane (s. auch S. 415)

Eine Anzahl, meist nur gelegentlich gemachter Beobachtungen ließen vermuten, daß auch andere Teile des Organismus neben der Niere zur Ausscheidung oder Speicherung von Stoffwechselschlacken Verwendung finden könnten. Hauptsächlich hat dann Cuénot (750—754) durch Injektionen festzustellen versucht, welche Teile des Körpers hierfür in Frage kommen. In erster Linie sind hier zu nennen

die Leydigschen (Bindegewebs-)Zellen.

Cuénot (750) fand bei einer *Cepaea nemoralis* Leydigsche Zellen, die offenbar einer Degeneration unterlagen; denn ihr Kontur war undeutlich, und ihr Inhalt, typische Exkretstoffe, war in das umgebende Plasma ausgetreten. Ringsum aber lagen zahlreiche Amoebocyten, die sich reichlich mit den Exkretstoffen beladen hatten. Wenn auch damit die physiologische Tätigkeit der Leydigschen Zellen ebensowenig sicher bestimmt ist wie durch Cuénot's Injektionsversuche, nach denen diese Zellen Farbstoffe aufnehmen, so scheint doch die Annahme nicht unwahrscheinlich, daß eben diese Zellen Exkretspeicher sind, deren Inhalt entweder nie oder nur in längeren Pausen durch Amoebocyten weggeschafft wird. Hierher sind wohl auch die Angaben von Ihering und Simroth (s. S. 416) zu stellen, die bei *Arion*- und *Vaginula*-Arten Harnkonkremente in den Mesenchymzellen und bei *Urocyclidae* dicke, weiße, aus Harnsäure oder Guanin bestehende Klumpen unter dem Epithel beobachteten. Ich halte es durchaus nicht für ausgeschlossen, daß auch andere als die Leydigschen Zellen gelegentlich und vorübergehend Stoffwechselschlacken beherbergen; aber sicherlich liegt darin keine stetige, normale Erscheinung vor.

Auch der Kalk soll nach Cuénot (750) bei *Lymnaea* und *Planorbis* nicht als Reservestoff, sondern als Stoffwechselendprodukt abgelagert werden, da eine Ausbesserung abgebrochener Schalenteile unterbleibe. Nachdem Korschelt (2384) und Techow (2520) auch bei Basommatophoren Regenerate erhalten hatten, kann Cuénot's Auffassung kaum mehr zu Recht bestehen. Anders aber scheinen die Verhältnisse bei den Oncidiellen zu liegen, in deren Penis Konkretionen abgelagert werden, die nach Joyeux-Laffuie (1191) aus Harnsäure bestehen, von Plate (955) aber als harn-

saurer Kalk angesprochen werden. Während nun Joyeux-Laffuie annimmt, die Konkretionen würden beim Vorstrecken des Penis nach außen abgestoßen, d. h. es handle sich um echte Exkretstoffe, hält Plate die Körperchen für Reizkörper, die nicht entfernt werden. Mir scheint Plate's Ansicht die wahrscheinlichere zu sein. Strohl (2516) glaubt aber, trotzdem in gewissem Sinne von einer Exkretspeicherung sprechen zu können.

Daß nach Cuénot auch Zellen der Mitteldarmdrüse und Fußdrüse injizierte Farbstoffe absondern können, mag nur erwähnt sein (s. S. 415).

In allen Fällen wissen wir aber über die Vorgänge im einzelnen so gut wie nichts. Lediglich die Tatsache, daß Exkret- oder Farbstoffe in dem oder jenem Gewebeteil gespeichert werden, läßt die Ansicht solcher Speicherfunktion im exkretorischen Sinne zu.

Für das Verständnis der Lebensvorgänge ebenfalls von geringer Bedeutung sind die Ergebnisse, die Cuénot auf Grund der Injektionen fand. Nach ihm sind die Nierenzellen Indigoathrocyten, während als Karminathrocyten alle „nicht-emunktoriellen" Elemente (Leydigsche Zellen, Fußdrüse usw.) in Betracht kommen.

Neuerdings wird nun häufig die Auffassung geäußert, daß die Pigmente der Haut zum Teil exkretorischer Natur seien, sogenannte Abbaupigmente. Schon Cuénot (750) schreibt, daß eine solche Annahme für einen Teil des Molluskenpigmentes zu Recht bestehen dürfte, und André (662) fand, daß der schwarze Farbstoff der Lymnaeen in die Melaningruppe gehöre und zwar speziell in jene Kategorie eisenhaltiger Melanine, die er als „Melaine" bezeichnet. Auch er möchte diese Stoffe als Abbaupigmente ansehen. Neuerdings stellte nun Zill (2550) für *Helix pomatia* (nicht aber für *Cepaea hortensis, Arianta arbustorum* und *Succinea putris*) in der Rückenhaut Drüsen fest, deren Inhalt aus kleinen Tröpfchen und Kügelchen mit Körnchen in Vakuolen besteht und im Gegensatz zu allen anderen Hautdrüsen eine intensive Eigenfarbe besitzt, die zwischen leuchtendem Goldgelb und stumpferem Braungelb schwankt. Die Körnchen bestanden nicht aus Mucin, Eiweiß, Fett oder sonstiger lipoider Substanz, so daß Zill zu der Ansicht kam, es handle sich um Exkretionsstoffe, die wegen ihrer Farbe als Pigment wirken; so bezeichnet er diese Drüsen als Pigmentdrüsen. Zwar gelang ihm kein Nachweis, daß es sich etwa um Harnsäure handelt, auch blieben Injektionen ohne Erfolg, insofern als die Farbstoffe (mit Ausnahme von Methylenblau) nicht in die Pigmentdrüsen gelangten. Trotzdem scheint aber seine Ansicht richtig zu sein, wenn zunächst auch noch unklar bleibt, wie diese Stoffe in die Drüsen gelangen. Als Stütze hierfür kann die Beobachtung Zill's gelten, daß die durch den Drüseninhalt bedingte Gelbfärbung der Körperoberfläche (soweit sie nicht von der Schale bedeckt ist) zu verschiedenen Jahreszeiten verschieden ist, d. h. weitgehend von äußeren Faktoren beeinflußt ist, die ihrerseits auf innere Stoffwechselvorgänge einwirken. Da ist nun auffallend, daß in Feuchtigkeit die Gelb-

färbung nur gering ist, nach längerem Trockenschlaf aber sehr intensiv. Während dieser Periode würden eben, wie auch in der Niere zwar Exkretkörper gebildet, aber nicht ausgeschieden. Alles dies spricht für die exkretorische Funktion, und es gilt, die immer akuter werdende Frage nach dem Verhalten der sogenannten Abbaupigmente auch in diesen Gruppen zu prüfen.

D) Physiologie des Energie- und Formwechsels.

I. Physiologie der Bewegung.

1. Muskelphysiologie.

a) Zusammensetzung der Muskeln.

Unsere Kenntnisse über die chemische Beschaffenheit der Pulmonatenmuskeln sind äußerst lückenhaft. Krukenberg (2391) glaubte zwar, daß die Muskeln, ähnlich wie bei den Vertebraten, „myosin"-artige Stoffe enthielten; aber die Angabe ist zu unsicher, so daß wir mit ziemlicher Bestimmtheit vermuten dürfen, daß Myosin ebenso wie Myogen fehlt. Weiter stellte Krukenberg fest, daß im Muskelextrakt von *Helix pomatia* Kreatin, Kreatinin, Inosit und Hypoxanthin fehlen. Eine quantitative Analyse des Muskelfleisches von *Helix pomatia* gibt Balland (2700).

	In % der ursprünglichen Substanz	In % der Trockensubstanz
Wasser	80,50	—
Stickstoffsubstanz	16,34	83,78
Fett	1,38	7,10
Stickstoffreie Extraktstoffe . .	0,45	2,32
Asche	1,33	6,80

b) Wärmestarre.

Systematische Untersuchungen über den Eintritt der Wärmestarre hat Vernon (2530) angestellt. Er fand:

Tier	Organ	Beginn der Verkürzung bei °C	Verlust der Erregbarkeit bei °C
Helix aspersa . .	Fuß	50° bis 52°	45° bis 50°
„ „ . .	Columellaris	51° „ 52°	45° „ 46°
Planorbis corneus .	Fuß	39° „ 44°	47° „ 47,5°
Lymnaea stagnalis .	„	44,7°	41° „ 44,5°

Vernon nimmt an, daß die Wärmestarre von der Gerinnung der Eiweißstoffe im Muskel herrührt und daß daher die Unterschiede in den Temperaturen, bei denen die Wärmestarre eintritt, von der verschiedenen

Zusammensetzung des Muskeleiweißes abhinge. Allgemein können wir also auf Grund obiger Tabelle annehmen, daß bei Landformen die Starre bei etwa 50°, bei Wasserformen dagegen schon bei 40° eintritt. Hiermit stimmen gelegentliche Beobachtungen aus der Natur überein. So lebt, nach Dubalen*), *Physa acuta* in den heißen (33—35°) Quellen von Dax. Yung (1059) fand, daß *Helix pomatia* eine Temperatur von 40° übersteht, wenn die Einwirkung nicht länger als 15 Minuten anhält. Bei 52°—60° waren die Tiere nach 5 Minuten tot. *Arion empiricorum* verhielt sich ebenso, während die kleinere *Cepaea nemoralis* schon bei 40° starb. Für *Lymnaea* beobachtete Joël (2366), daß die schon bei etwa 30° sich anormal verhaltenden Tiere bei 40,4° in einem totenähnlichen Schlafzustand verfielen.

Welche Vorgänge bei der durch die Wärme bedingten Verkürzung erfolgen, ist noch gänzlich unbekannt.

c) Reizbarkeit, Erregbarkeit und Zuckungsverlauf.

Lapique (2406) untersuchte die Fußmuskeln von *Helix pomatia* in bezug auf die untere Grenze für die Dauer eines Reizstromes von gegebener Stärke; die Minimaldauer wirksamer Reizung fand er mit $^{48}/_{1000}$ Sekunden.

Die Dauer der Kontraktion bestimmte Carlson (2244):

Tier	Organ	Kontraktionszeit in Sekunden
Limax maximus	Fuß	4
Ariolimax columbianus	„	20

Pompilian (963) fand für die Kontraktionsdauer bei Muskeln von *Helix pomatia* wesentlich höhere Werte, wobei er zugleich die Latenzzeit feststellte:

Muskel	Latenzzeit in Sekunden	Kontraktionsdauer in Minuten
Ommatophor	0,09 bis 0,04	1
Fuß	0,06 „ 0,21	bis 15

Die Dauer der Latenzzeit ist abhängig von der Reizstärke, wodurch möglicherweise auch die von Carlson abweichenden Ergebnisse zu erklären sind. Auf die tetanischen Erscheinungen in Anhängigkeit vom Nervensystem kommen wir später zurück. Wohl aber soll hier noch eine Muskeleigenschaft besprochen werden, die man bezeichnen kann als

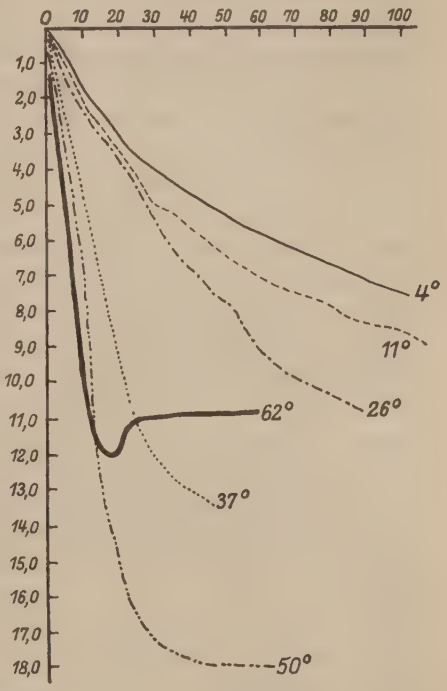
*) Dubalen, D., Note sur les Mollusques, qui vivent dans les sources chaudes de Dax. — Act. Soc. Linn. Bordeaux, XXIX, 1873 (Lit.-Verz. 2751).

d) Tonus oder viskosoiden Tonus.

Jordan*) bezeichnet die Schnecken (auch Aktinien, Holothurien, Ascidien u. a.) als „sackförmige“ oder „hohlorganartige Tiere“. Die Wand dieses Sackes ist muskulös (Hautmuskelschlauch) und führt alle Bewegungen aus, deren das Tier als ganzes fähig ist. Nun muß aber solch ein Tier eine gewisse Festigkeit besitzen, die es keineswegs einem Skelett verdanken kann, d. h. es muß im Inneren dauernd ein Druck oder Turgor herrschen. Hierzu müssen zwei Bedingungen erfüllt sein:

1. „Das Verhältnis der Oberfläche des Hautmuskelschlauches zum Volumen des Inhaltes muß derart sein, daß der Raum des Sackes vollkommen erfüllt ist“, da anderenfalls eine Muskelkontraktion zunächst keine (lokomotorische) Bewegung des Tieres erzielen könnte;
2. darf nicht jede Muskelbewegung Überdruck im Inneren des Hohlraumes erzeugen, da sonst jede Bewegung ungeheuer viel mehr Energie beanspruchen würde, als zur Bewegung an sich nötig wäre.

Fig. 483.



Zeit-Längenkurve des Fußes von *Helix pomatia*, mit 8 g belastet, nachdem das Präparat 5 Minuten lang in eine Kokainlösung von 1% gebracht worden ist. Die Kurven wurden nach Durchschnittszahlen aus verschiedenen Beobachtungen gezeichnet. Jede Kurve entspricht den Ergebnissen bei einer bestimmten Temperatur. — Abszissen: die Zeit; Ordinaten: die jeweilige Länge des untersuchten Fußes (d. h. die Dehnung) in Skalenteilen. — Nach Jordan.

Beide Bedingungen sind aber nur dann erfüllt, wenn sich die Muskeln des Hautmuskelschlauches in einem dauernden relativen Verkürzungszustand befinden. Verkürzt sich jetzt eine Muskelgruppe, so muß sich eine andere dehnen können, um Überdruck zu vermeiden, d. h. der Rest der Muskulatur darf sich nicht im Zustand größter Länge befinden. Nur dann kann der Muskel ohne Spannungszunahme gedehnt werden. Neben der Kontraktilität kommt also jedem Schneckenmuskel noch ein Tonus zu, der aber verschieden von dem einer normalen muskulären

*) Jordan, H., Über besondere Muskeln und Muskeleigenschaften bei Tieren mit echtem Hautmuskelschlauch. — Biol. Ctrlbl. XXXVII, 1917 (Lit.-Verz. 2752).

Verkürzung (=Tonus) ist. Jordan*) und seine Schüler haben diesen besonderen Tonus genaueren Untersuchungen unterworfen. Dieser Tonus oder diese „Tonusfunktion" ist nicht eine besondere Form jener Plastizität, welche bei allen kolloidalen Stoffen, zumal im Gelzustand, vorkommt [Jordan (2754**)]. Wurde am *Helix*fuß die Kontraktilität und Reizbarkeit durch Kokain ausgeschaltet, dieser dann mit einem Gewicht (8 g) belastet und bei verschiedenen Temperaturen untersucht, so fanden sich ganz gleichmäßig absinkende Zeit-Längenkurven, deren Steilheit mit zunehmender Temperatur immer größer wurde (Fig. 483). Bei der für 62° erhaltenen Kurve stellten sich zwar nach einiger Zeit Veränderungen ein, die aber sicher auf Gerinnung beruhen. Diese Kurven, die mit solchen an Gelatinestäbchen aufgenommenen weitgehende Übereinstimmungen zeigen, veranlassen Jordan von einem viskosoiden Tonus zu sprechen, d. h. dem Muskel kommt eine Plastizität zu. Hieraus geht hervor, daß sich eine Tonuslösung auch am total ruhenden Muskel geltend macht, bei dem also keinerlei Tetanus besteht. Nun fand Jordan (2753) aber weiter, daß ein Zentraltonus besteht. Das Zentralnervensystem hemmt eine weitere Dehnung, es erfolgt ein „Umschlag" (Fig. 484). Später zeigten dann Jordan und Hardenberg (2756***), daß Wärme diesen Zentraltonus völlig vernichtet, d. h. daß er kein Tetanus ist, der ja von Wärme nicht gelöst wird, sondern eine besondere Form des echten viskosoiden Tonus. Diese Tatsachen seien hier nur eben angeführt; wir kommen später bei Behandlung der Nervenphysiologie darauf zurück.

Unsicher ist noch, ob wir eine der passiven Dehnung reziproke Verkürzung, eine spezifisch tonische Verkürzung, annehmen dürfen. Nach Jordan (2755†) sprechen aber eine Reihe von Tatsachen für eine solche Annahme.

2. Spezielle Physiologie der Ortsbewegung.

a) Ortsbewegung auf festem Boden.

Als Bewegungsform auf festem Boden kommt für die Pulmonaten allein das Kriechen in Frage. Betrachten wir zunächst nur die Stylommatophoren. Die Grundbedingung für die Fortbewegung ist Adhäsion eines genügend großen Teiles der Fußsohle und, in gewissem Zusammenhang damit, die Möglichkeit, den Schleim der Fußdrüse zu sezernieren; denn die Tiere kriechen niemals auf dem Substrat direkt, sondern stets auf

*) Jordan, H., Über die Physiologie der Muskulatur und des zentralen Nervensystems bei hohlorganartigen Wirbellosen, insbesondere bei Schnecken. — Ergeb. Physiol., XVI, 1918 (Lit.-Verz. 2753).

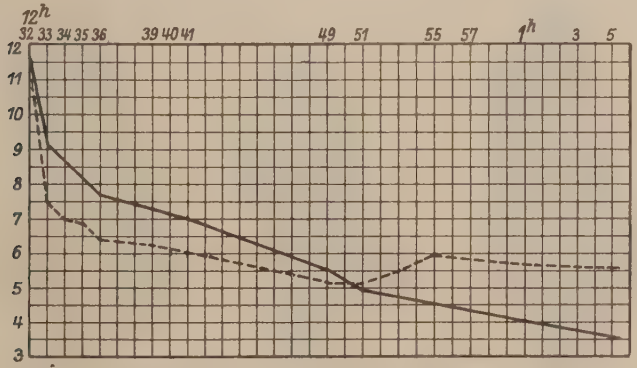
**) Jordan, H., Der Tonus glatter Muskeln bei wirbellosen (hohlorganartigen) Tieren. — Arch. Néerl. Physiol., VII, 1922 (Lit.-Verz. 2754).

***) Jordan, H. u. J. D. F. Hardenberg, Die dynamischen Erscheinungen des Tonus bei den Muskeln hohlorganartiger Tiere. — Zeitschr. Vergl. Physiol., IV, 1926 (Lit.-Verz. 2756).

†) Jordan, H., Die Physiologie des Nerven-Muskelsystems bei den niederen Wirbellosen. — Verhdlg. Deutsch. Zool. Ges., XXXI (Kiel), 1926 (Lit.-Verz. 2755).

einem zwischen Gegenstand und Körper (aus Fußdrüsenschleim) erzeugten Schleimband (s. S. 1057). Ist die Adhäsion durch rauhe oder durchlöcherte Unterlage (z. B. Sand, Gitter) erschwert, so wird von der Fußdrüse so viel Schleim sezerniert bis die Unterlage mit einer an der Luft rasch erhärteten Schleimlamelle überzogen ist, auf der adhärierend das Tier nunmehr kriechen kann. So konnte nach Trappmann (2525) „eine kräftige *Helix pomatia* bei einem horizontal gestellten Drahtgitter, bei dem die dünnen Eisenstäbe 7 qmm weite Öffnungen ließen, eine ganze Reihe von diesen großen Quadraten mit Schleim ausfüllen und so eine kurze Strecke über das Gitter weiterkriechen; einer *Cepaea hortensis* war es unmöglich, zum Ausfüllen der großen Löcher genügende Mengen Schleim abzuscheiden, jede Lokomotion war also ausgeschlossen". Die unbedingte Notwendigkeit der

Fig. 484.



Helix pomatia. Dehnungskurven zweier Hälften eines Fußes. Die - - - - - - - Linie entspricht der Hälfte des Fußes mit Ganglion, die ——— Linie der anderen Fußhälfte, die nicht mehr mit dem Ganglion in Verbindung steht. Jede Hälfte ist mit 3,5 g belastet. Die Ordinaten entsprechen den Skalenteilen des Apparates. — Nach Jordan.

Produktion eines Schleimbandes für die Fortbewegung gibt schon Simroth (2745) an. Künkel (850) beweist das Gleiche dadurch, daß Nacktschnecken, deren Fußdrüsenschleim infolge starker Austrocknung zu zäh geworden war, um ausfließen zu können, zwar das lokomotorische Wellenspiel (s. u.) erkennen ließen, sich aber nicht fortbewegen konnten.

Damit nun Adhäsion stattfinden kann, muß der Fuß genügend geschwellt sein. Dies geschieht lediglich durch Blutdruck, wobei der unter dem Diaphragma gelegene Teil der Körperhöhle dem Blut als Reservoir dient (Trappmann).

Betrachten wir nun eine an einer Glasscheibe kriechende Schnecke, so sieht man bei oberflächlicher Betrachtung keine andere Bewegung, als daß das ganze Tier in allen seinen Teilen gleichmäßig schnell nach vorn gleitet, ohne spannende, schreitende oder wurmförmige Bewegungen zu zeigen. Über die Sohle, fast in ihrer ganzen Länge, gleiten von hinten

nach vorn Wellen, die sogenannten „Lokomotionswellen“, die hinten schwach und unscharf beginnend oralwärts immer schärfer und deutlicher werden (Fig. 485, 486). Diese Wellen erscheinen bei *Helix pomatia* und *Arion empiricorum* dunkel auf hellem Grund (Fig. 485, 486 *A*), während sie bei *Limax cinereus* umgekehrt hell auf dunklem Grund sind (Fig. 486 *B*). Die Seitenteile der Sohle bleiben je nach den Arten in verschiedener Breite frei von den Lokomotionswellen, so daß wir nur von einem mehr oder weniger breiten lokomotorischen Mittelfeld sprechen können. Die physiologische Bedeutung der Seitenfelder ist darin zu suchen, daß sie das Mittelfeld völlig mit der Unterlage in Berührung und damit zur Funktion bringen und zugleich die Adhäsion vergrößern. Daß die Seiten-

Fig. 485.

Lokomotionswellen auf der Sohle von *Helix pomatia*. — Nach einer Photographie von Trappmann.

teile selbst nicht direkt der Bewegung dienen, geht auch daraus hervor, daß sie zum Teil (an den Rändern, Fig. 485 *A*, *C*) von der Unterlage abgehoben sein können.

Die Frage, wie nun diese Wellen und damit die Lokomotion zustande kommen, ist oft behandelt worden. Die Ergebnisse sind sehr verschieden, doch lassen sich etwa 3 Gruppen trennen:

Nach der Ansicht der ersten Gruppe von Forschern beruhen die Wellen auf Zirkulation irgendeiner Flüssigkeit. Sochaczewer (1026) nimmt an, daß „das durchweg kavernöse Gewebe des Fußes der Landpulmonaten hauptsächlich die Lokomotion bewirkt. Die Muskelfasern selbst werden durch die einströmende Flüssigkeit gedehnt und wirken erst nach reflektorischem Anreiz treibend auf die die Maschen anschwellende Blutmenge. Die Wellen, welche über die Sohlenfläche gleiten, können dann wohl der Ausdruck der durch periodisch ausgelöste Muskeltätigkeit erzeugten Strömung sein.“ Diese mehr beiläufig geäußerte Meinung ist ohne

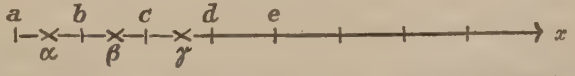
Zweifel irrig. Schon Künkel (850) und andere zeigten, daß die Tiere auch nach Dekapitation weiterkriechen, ja, daß auch losgetrennte Sohlenstücke noch Wellen aufweisen. Eine Blutströmung als Ursache der Wellenbewegung ist also bestimmt abzulehnen.

Eine zweite Gruppe von Untersuchern nimmt für die Lokomotion Blutdruck und Muskelarbeit an. Biedermann (689) hat hier wohl als erster bei *Helix pomatia, Limax cinereoniger* und *Cepaea hortensis* genauere Untersuchungen angestellt. Die longitudinalen Muskeln kontrahieren sich periodisch von hinten nach vorn; die kontrahierten Stellen entsprechen den Wellen, die zugleich mehr oder weniger stark konvex über die Sohlenfläche hervorragen (Verdickung). Das Kriechen stellt sich nun Biedermann so vor, daß irgendein Punkt der Sohle (*a* in Fig. 487) an einen mehr oralwärts gelegenen (*b*) infolge der (Längs-)Kontraktion herangezogen (bis α) und durch die dabei gleichzeitig entstehende Verdickung stärker gegen die Unterlage gepreßt wird. „Tritt dann Erschlaffung ein, während die Kontraktion auf *bc* übergreift, so rückt ebenso der Punkt *b* an *c* heran (bis β), und es wird dadurch das unterdessen erschlaffte Stück *ab* wieder auf seine frühere Länge $\alpha\beta$ ausgedehnt und befindet sich daher als Ganzes um die Länge der Verkürzung einer solchen Teilstrecke in der Richtung nach *x* hin verschoben." So schreitet der Vorgang bis an das Vorderende hin fort. Hier aber ist nun eine andere Kraft notwendig, „durch welche die Muskeln nach jedesmaliger Kontraktion wieder passiv gedehnt und nach vorn in der Richtung des Kriechens verlängert werden". Diese Kraft aber erblickt Biedermann in dem Blutdruck, der auch zum Schwellen des gesamten Fußes notwendig ist. Da nun dieser Druck relativ gering zu sein brauche, so würde schon eine sehr kleine

Fig. 486.

Lokomotionswellen auf der Sohle von A *Arion empiricorum* und B *Limax cinereus*. — Nach einer Photographie von Trappmann.

Fig. 487.



Schema der Bewegung der Lokomotionswellen bei *Helix pomatia*. — Nach Biedermann.

rein örtliche Drucksteigerung im Lakunensystem des Schneckenfußes ausreichen, d. h. auch Sohlenstücke könnten noch Bewegungen ausführen, da die im Schwellgewebe kapillar zurückgehaltene Flüssigkeit zu einer Streckung genüge. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kommt auch Carlson (726) bei *Arianta dupetithouarsi*. Der Blutdruck der Lokomotion sei von

dem der Schwellung nur an Intensität verschieden; es sei stets derselbe Druck der dorsalen und lateralen Körperwände auf das in der Körperhöhle befindliche Blut. Demgegenüber betont aber Jordan*, daß nur bei der Schwellung der Druck von den Körperwänden ausgehe, während bei der Lokomotion nur der Druck der muskulösen Blutlakunen in Betracht komme. Die Beteiligung irgendeines Blutdruckes aber lehnt Trappmann (2525) ab; ein solcher könne doch nicht so gering sein, wie angegeben werde; abgeschnittene Sohlenteile könnten dann keine Bewegung ausüben, da das kapillar gehaltene Blut nie den erforderlichen hohen Druck aufbringen könne. Nach ihm spielt allein die Muskulatur eine Rolle, und damit kommen wir zu der dritten Gruppe der Forscher.

Ehe wir auf diese Ansichten eingehen, muß erst noch eine von Kimakowicz-Winnicki (2377) geäußerte Meinung erwähnt werden, die gleichsam eine Unterabteilung der zweiten Gruppe darstellt. Auch er nimmt Blutdruck an, daneben aber keinerlei Muskeltätigkeit, sondern Luftdruck. Die Wellen seien als Reflexe aufzufassen, die durch das die Sohle durchströmende Blut entstünden. Die zahlreichen Stöße, die durch das Einströmen des Blutes in die Hohlräume erzeugt würden, sollen unbedingt ausreichen, die Kriechfläche nach hinten, bzw. den Körper nach vorn zu stoßen. Die diese Blutströmung in entsprechender Weise regulierende Kraft erblickt Kimakowicz-Winnicki in der durch das Atemloch aufgenommenen Luft; der Intestinalsack soll dann als Luftsauger, der Körpersinus als Windsammler funktionieren. Es erübrigt sich, die verschiedenen Gründe genauer anzuführen, die Kimakowicz-Winnicki zu dieser höchst merkwürdigen Auffassung gebracht haben. Es genügt darauf hinzuweisen, daß kaum vorstellbar ist, wie die Luft von der Lungenhöhle in den Luftsauger (Intestinalsack) gelangen soll (bei Basommatophoren soll an Stelle der Luft das Wasser diese Funktion übernehmen), da eine direkte Kommunikation fehlt und Diffusion durch das stark muskulöse Diaphragma des Lungenbodens viel zu langsam vor sich gehen würde. Außerdem bleibt ganz unklar, wo die alten Luft-, bzw. Wassermengen bleiben sollen, da der Theorie nach dauernd neue Mengen aufgenommen werden.

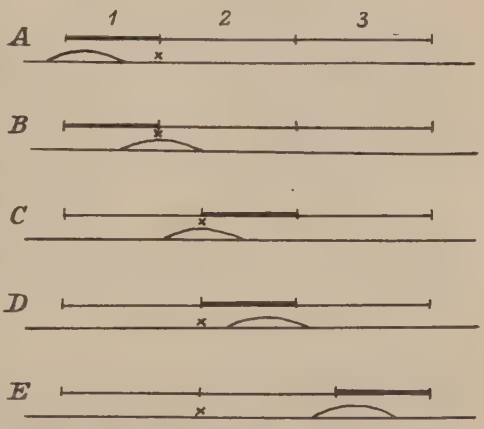
Wenden wir uns nunmehr der dritten Gruppe zu, so ist hier zunächst Künkel (850) zu nennen, der eine Blutströmung bei der Bewegung ablehnt (s. o. S. 1073). Weiter gehören hierher die Arbeiten von Robert**, Vlès (1043), Parker (2444) und besonders Trappmann (2525). Hierzu kommt noch Simroth (1007, 1008, 2164, 2745), dessen Ansicht aber von allen anderen darin abweicht, daß nach ihm die für die Bewegung allein in Betracht kommenden Längsmuskeln nicht kontraktil, sondern extensil sein

*) Jordan, H., The physiology of locomotion in Gastropods. — A reply to A. J. Carlson. — Biol. Bull., IX, 1905 (Lit.-Verz. 2757).

**) Robert, A., Seconde note sur la progression des Gastéropodes. — Bull. Soc. Zool. France, XXXIII, 1908 (Lit.-Verz. 2758).

nüßten. Die Funktion dieser Fasern stellt sich Simroth derart vor, daß eine im flüssigen Inhalt der Muskelfaser entstehende Gerinnung des Myosins eine feste Scheibe entstehen läßt, die sich hinten beständig löst, vorn aber um die gleiche Myosingerinnung wächst und so, wie ein Pfropfen, den gesamten Muskelinhalt nach vorn schiebt. Die Unannehmbarkeit dieser an sich schon eigenartigen Theorie hat bereits Biedermann (389) dargelegt. Die von Simroth als Beweis angeführte Konvexität und der feste Aggregatzustand der Wellen werden von Biedermann benutzt, um gerade das Gegenteil zu zeigen, daß nämlich auch diese Fasern, wie alle anderen, kontraktil sein müssen; denn eine Myosingerinnung würde eine Volumenverminderung bedingen, d. h. eine Abnahme der Faser an Dicke und Länge. Trotzdem hielt Simroth an seiner Meinung fest, obgleich sie von keinem der späteren Untersucher geteilt worden ist; alle nehmen nur kontraktile Fasern an. Robert (für *Cepaea hortensis*) und Parker (für *Helix pomatia* und *Limax maximus*) geben an, daß die Wellen nicht konvex, sondern konkav sind, d. h. nicht auf die Unterlage pressend, sondern saugend wirken. Die Konkavität aber wird durch die dorso-ventralen Muskeln bedingt, die sich in der Richtung kopfwärts regelmäßig nacheinander kontrahieren. So entstehen die Wellen, die dann immer gewisse Punkte der Sohlenfläche (Fig. 488, *x*) hochheben. Zugleich ziehen sich die Längsmuskeln ebenfalls in oralwärts gerichtetem Strome zusammen und ziehen so die jeweils gehobenen Punkte nach vorne (Fig. 488). Unklar bleibt dabei freilich, wie sich dann das Vorderende verhalten soll. Vlès hingegen nimmt neben der longitudinalen Kontraktion nach transversale an; jetzt ist eine Dehnung der vordersten Längsmuskeln nach deren Kontraktion möglich. Da Trappmann in genauerer Untersuchung an *Helix pomatia* zu dem prinzipiell gleichen Ergebnis kommt, wollen wir seiner Darstellung folgen. Die Wirkung der longitudinalen Kontraktionen, d. h. der Wellen, die stets als konvex gefunden werden, erhellt aus dem folgenden Schema (Fig. 489), das auch mit den Ansichten der älteren Autoren im Einklang steht. Diese Kontraktionen können aber allein nicht zur Lokomotion genügen, denn „sie ziehen zwar alle kaudalwärts gelegenen Teilchen nach vorne, bewirken aber keine Verlängerung der vorderen Sohlenpartie". Nun

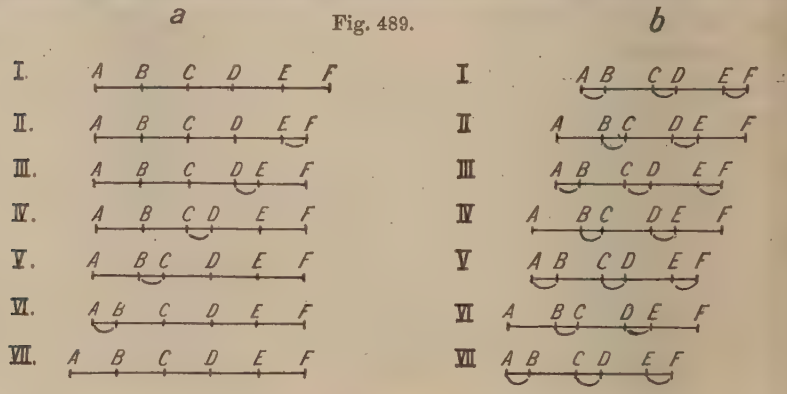
Fig. 488.



Schema der Bewegung der Lokomotionswellen. — Nach Parker.

findet Trappmann aber bei jungen *Cepaea hortensis*, daß die völlig aufliegenden (sehr schmalen) Seitenfelder der Sohle leichte transversale, wellenförmige Bewegungen ausführen, die durch die Kontraktion der Transversal-, bzw. Ringmuskeln bedingt werden (Transversalwellen). Diese Transversalwellen „stimmen mit den Lokomotionswellen derart überein, daß bei jeder Lokomotionswelle eine Verbreiterung der Schneckensohle, nach dem Vorübergleiten derselben eine Verschmälerung der Kriechfläche eintritt". Die breiten, elastisch wirkenden und stark an der Unterlage adhärierenden Seitenfelder bei *Arion*, *Limax* und größeren *Helix* können die Transversalwellen des lokomotorischen Mittelfeldes so abschwächen, daß sie als Konturveränderungen der Sohlenränder nicht mehr wahrzunehmen sind. Daß sie aber gleichwohl existieren, muß gefordert werden. Die alternierenden

Fig. 489.

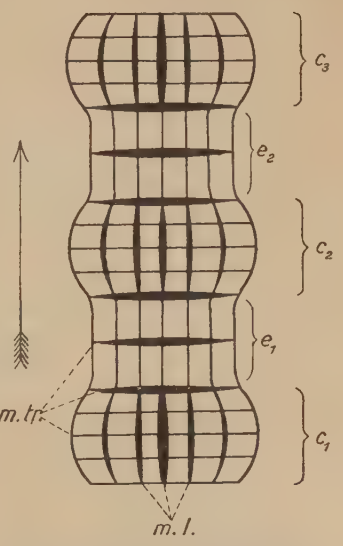


Schemata der Fortbewegung der Lokomotionswellen auf der Sohle von *Helix pomatia*; *a* auf der Sohle eine Welle; *b* auf der Sohle drei Wellen; *I* bis *VII* einzelne Stadien im Verlauf der Wellen. — Nach Trappmann.

Wellen, die beide nach vorn gerichtet verlaufen, arbeiten nun so, daß die longitudinalen Kontraktionen die kaudalen Teile nach vorn ziehen, die transversalen aber die betreffenden Sohlenteile durch Verschmälerung und Verlängerung des Fußes oralwärts treiben (Fig. 490). Bei einer in voller Tätigkeit befindlichen Sohle scheinen nun oft die Transversalwellen von vorn nach hinten zu laufen. Trappmann aber konnte zeigen, daß dies eben nur eine optische Täuschung ist. Damit finden die Angaben früherer Beobachter eine Erklärung, nach denen neben den normalen kopfwärts gerichteten Wellen bisweilen auch umgekehrt verlaufende („ondes inverses" nach Robert, 2758) auftreten sollen. Biedermann (689), der diese Transversalwellen allerdings ebenfalls als entgegengesetzt laufend beobachtet hatte, sucht aber schon darin das Prinzip einer wurmförmigen Bewegung, obgleich er noch an der Beteiligung des Blutdruckes an dem Vorwärtsgleiten festhält. Die Lokomotion beruht also ausschließlich auf der Arbeit von kontraktiler Muskulatur, die als longitudinal und transversal gerichtete Fasern die Sohle überspannen.

Neben der normalen Bewegung beobachteten Carlson (726) und Robert (2758, s. S. 1074) noch eine zweite Art der Bewegung, die sie als „Galopp der *Helix*" bezeichneten. Hierbei werden ganze Sohlenpartien ohne Rücksicht auf die Lokomotionswellen vom Boden erhoben und nach Art der spannenden Bewegung mancher Raupen gestreckt. Während nun Carlson diesen Galopp bei *Helix* (*Arianta*) *dupetithouarsi* für eine lebhaft beschleunigte, sonst aber normale Lokomotion hält, glaubt Robert bei *Cepaea hortensis* ein besonderes Wellenspiel vor sich zu haben, derart, daß große Wellen von vorn nach hinten laufen; d. h. eine bestimmte dem Boden aufliegende Strecke (Fig. 491, *cd*) rückt allmählich kaudalwärts. Auch Jordan (2757), Simroth (2164) und Parker (2444) möchten ein besonderes, rückläufiges Wellenspiel hierfür annehmen. Trappmann (2525) konnte diese scheinbar sehr seltene Fortbewegungsart nie beobachten, glaubt aber, daß die Annahme besonderer neuer Wellen nicht erforderlich ist.

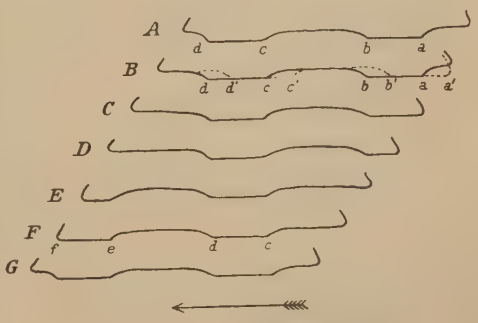
Fig. 490.



Schema der lokomotorischen Muskulatur des Fußes von *Helix pomatia* während der Lokomotion. Der Pfeil gibt die Kriechrichtung an. — Nach Trappmann.

Im Prinzip die gleichen Vorgänge dürften nun auch bei den übrigen Gruppen vorliegen. Für Oncidiiden gibt Vlès (1043) die gleichen nach vorn verlaufenden Wellen an wie für *Helix*; sie nehmen die ganze Sohlenbreite ein; nach Olmsted*) treten aber nur 1 bis 2 Wellen gleichzeitig auf und durchlaufen, nach Arey u. Crozier**), eine 13—14 mm lange Sohle in etwa 5 Sekunden. — Für die Vaginuliden sind zunächst Simroth's Angaben (1013, 1020) nach Mitteilungen von Strubell zu nennen. Auch hier treten die lokomotorischen Wellen wie

Fig. 491.



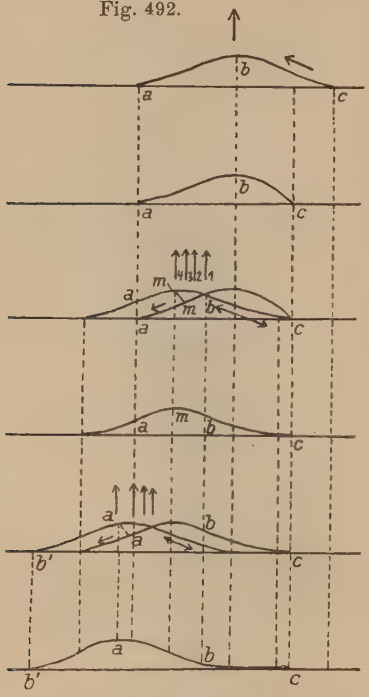
Schema der Vorwärtsbewegung von *Cepaea hortensis*. — Nach Robert.

*) Olmsted, J. M. D., Note on the locomotion of certain Bermudian Mollusks. — J. Exp. Zool., XXIV, 1918 (Lit.-Verz. 2758a).

**) Arey, L. B. u. W. J. Crozier, Natural history of *Onchidium*. — J. Exp. Zool., XXXII, 1921 (Lit.-Verz. 2758b).

bei den Stylommatophoren auf. Im Gegensatz zu diesen soll aber ihre Intensität am Schwanzende am stärksten sein, nach vorn zu allmählich abklingend. Olmsted*), der das Wellenspiel bei *Vaginula* (*Leidyula*) *schivelyae* untersuchte, fand aber eine solche umgekehrte Intensität nur dann, wenn das Tier am hinteren Drittel der Dorsalfläche stärker berührt wurde. Die Wellen nehmen die gesamte Sohlenbreite ein; es finden sich mit ziemlicher Regelmäßigkeit etwa 11 Wellen gleichzeitig auf der Sohle, gleichgültig, ob das Tier groß oder klein ist:

Fig. 492.



Schema der Fortbewegung der Lokomotionswellen auf der Sohle von *Lymnaea* spec. — *c* der hintere Rand der Sohle; die Pfeile bezeichnen die Kontraktionsrichtung der Dorsoventral- und Longitudinalmuskeln. — Nach Car.

Länge der Sohle cm	Mittlere Anzahl der Lokomotionswellen
14,8	11,8
9,6	11,2
9,4	11,3
8,6	11,3
7,9	10,0
3,8	10,5

Bemerkenswert ist noch, daß das Wellenspiel dabei völlig unabhängig von den Soleolae verläuft, deren Bedeutung somit noch problematisch bleibt.

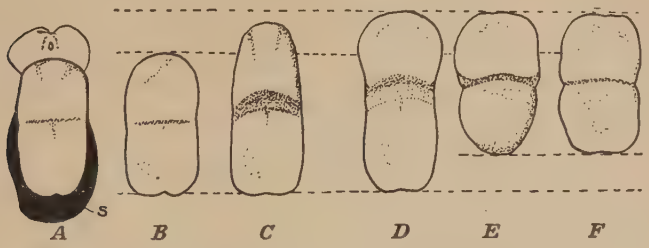
Die Basommatophoren endlich unterscheiden sich von den bisher besprochenen Formen dadurch, daß man auf ihrer Sohle kein solches regelmäßiges Wellenspiel beobachtet. Sobald aber eine *Lymnaea* etwa an der Wasseroberfläche kriecht, bemerkt man, wie schon Simroth (2745) angibt, „eine Menge kleiner, ungeordneter Wellen, von geringer Breite und Länge, die aber in nicht weniger regelmäßigem Verlaufe von hinten nach vorn über die Sohle ziehen". Auch hier nimmt Simroth extensile Muskelfasern an (S. 1074). Ebenso wie für die Stylommatophoren eine solche Ansicht abzulehnen ist, muß das hier geschehen; und so kann sich auch Car (2243) dieser Annahme nicht anschließen. Er stellt sich die Bewegung ähnlich wie Robert und Parker vor, d. h. die Wellen seien konkav, und die Lokomotion beruhe auf einer Kombination von Längs- und Dorsoventralmuskeln (Fig. 492). Es wird auch hier nicht ganz klar, wie die kontrahierten Muskeln am vordersten Sohlenabschnitt dessen Bewegung nach vorn be-

*) Olmsted. J. M. D., Note on the locomotion of certain Bermudian Mollusks. — J. Exp. Zool., XXIV, 1918 (Lit.-Verz. 2758a).

virken möchten, und so nimmt Trappmann auch für die Süßwasser-ulmonaten die gleiche Art der Lokomotion an wie für die Landformen.

Bemerkenswert ist nun, daß die Süßwasserarten häufig an der Oberläche des Wassers wie auf einer festen Unterlage entlang kriechen, seltener

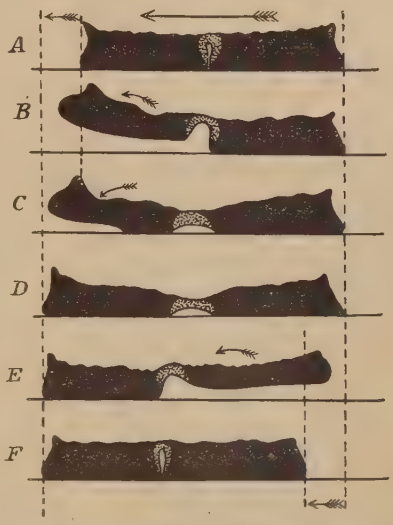
Fig. 493.



Otina otis, Ventralansicht. 6 Stadien der Vorwärtsbewegung. In *A* mit Schale (*s*); *B* bis *F* nur die Sohle. — Nach Vlès.

schräg durch das Wasser. Diese öfters als „Schwimmen" bezeichnete Bewegung ist tatsächlich nicht ein solches, sondern eine Lokomotion auf einem von der Fußdrüse produzierten Schleimbande, das, spezifisch leichter als Wasser, an dessen Oberfläche oder, nach Car genauer, unterhalb der Flüssigkeitsmembran liegt. Bei günstig einfallendem Lichte kann man das sonst nicht sichtbare Schleimband deutlich erkennen. So wird verständlich, daß hier die gleiche Bewegungsart durch Lokomotionswellen auftritt wie beim Kriechen auf festem Substrat. Brockmeier (2072, 2073) nennt folgende Arten, die alle an der Wasseroberfläche kriechen können: *Ancylus fluviatilis*, *Physa fontinalis*, *Lymnaea stagnalis*, *L. auricularia* und *Planorbis corneus;* doch dürften wohl auch alle anderen Basommatophoren hierzu befähigt sein.

Fig. 494.



Otina otis. Schematische Schnitte während der Vorwärtsbewegung. Die Pfeile zeigen die Bewegungsrichtung an. — Nach Vlès.

Anders aber erfolgt nun die Bewegung bei den Basommatophoren, die eine tiefe Querfurche auf der Sohle haben: *Otina, Pedipes, Melampus* und *Leuconia.* Für *Otina* gibt Vlès (2173) eine genaue Darstellung. Im Ruhestand bilden die beiden Sohlenhälften fast eine einheitliche Fläche, die Furche ist kaum zu erkennen (Fig. 493, *A*; 494, *A*). Sobald nun die

Bewegung beginnt, wird die Querspalte deutlich; die vordere Sohlenhälfte löst sich vom Substrat und streckt sich stark in die Länge (*B*). Hierauf senkt sie sich wieder in gestrecktem Zustand auf die Unterlage, diese zuerst mit dem der Furche zunächst liegenden Teile berührend (*C*). Das Tier ist nunmehr im mittleren Körperbereich gleichsam eingedellt (*D*). Erst nachdem der „Vorderfuß" wieder fest fixiert ist, beginnt die hintere Fußpartie sich von der Unterlage zu lösen (*E*) und wird infolge von Kontraktion nach vorn gezogen, bis die Ausgangsstellung wieder erreicht ist (*F*). Die Bewegung ist also mit einer Art Schreiten zu vergleichen. Simroth's Figur eines kriechenden *Pedipes afer* (Fig. 4, S. 93) läßt die gleiche Fortbewegungsart vermuten.

Wenn wir von diesem „Schreiten" einiger weniger Basommatophoren absehen, so können wir sagen, daß alle Pulmonaten sich durch ein gleichmäßiges Gleiten fortbewegen.

Die Geschwindigkeit einer einzelnen Lokomotionswelle ist wechselnd, ebenso die Anzahl der zugleich auf der Fläche erscheinenden Wellen. Einige Angaben seien hier zusammengestellt:

Tier	Länge des Tieres cm	Anzahl der Wellen	Geschwindigkeit der Welle pro Minute	Autor
Helix pomatia	7,2	10	30,3	Simroth (1008)
	6,8	10	26,1	
	klein	8—9	20,3	
Cepaea hortensis	klein	5—8	37,5	
	groß		40,0	
Arion empiricorum	groß	17	17,2	
Helix pomatia	5,0	5	19,0	Bohn*)
	6,5	7	22,2	
	8,0	9	23,0	
Helix pomatia	7,0	7—12	22,0	Trappmann (2525)

Sehr verschieden ist auch die Geschwindigkeit der Tiere. Künkel (850) macht für die Nacktschnecken einige allgemeine Angaben. Die *Arion*-Arten sind träge und langsam, *Limax*-Arten beweglicher; am schnellsten sind *Limax tenellus*, *Limax arborum* und *Agriolimax agrestis*. Genauere Mitteilungen macht Simroth (1008, 2745), und zwar ordnet er die untersuchten Formen in 3 Gruppen:

*) Bohn, G., Des ondes musculaires, respiratoires et locomotrices chez les Annélides et les Mollusques. — Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, VIII, 1902 (Lit.-Verz. 2759).

Tier	Fußlänge cm	Körpergewicht g	Geschwindigkeit cm pro Minute	Geschwindigkeit Max.	Geschwindigkeit durchschnittlich
I. Sohle mit unregelmäßigen Wellen					
Physa spec.	1,00	—	4,5—6,0	—	5
Lymnaea stagnalis	2,20	erwachsen	1,40	—	4—5
	1,85	„	6,00	7,00	
	2,00	„	8,00	—	
Planorbis corneus	1,70	halbwüchsig	4,70	—	4—5
	2,20	erwachsen	7,00	—	
II. Ganze Sohle mit geordneten Wellen*)					
Leucochroa candidissima	1,20	—	1,10	1,50	1
	0,80	—	0,85	1,40	
	0,60	—	1,20	1,70	
Cepaea hortensis	2,90	1,85	7,80	8,03	6—7
	2,80	2,20	6,26	9,00	
Helix pomatia	6,00	6,40	6,30	7,80	4—5
	7,00	18,40	5,10	6,25	
	6,80	23,50	3,70	4,38	
III. Mittelfeld der Sohle mit geordneten Wellen*)					
Succinea putris	2,30	—	1,85	—	2
Vitrina diaphana	1,40	—	4,00	—	4
Agriolimax agrestis	4,00	0,37	12,70	13,33	7—8
	4,30	0,47	5,60	7,80	
Limax cinereoniger	12,00	10,00	3,36	4,00	4
Arion empiricorum	12,00	22,50	1,73	1,90**)	2

Aus beiden Versuchsreihen leitet Simroth (1008) eine Anzahl Gesetzmäßigkeiten ab. So haben die kleineren (bzw. auch jüngeren) Tiere die größere Beweglichkeit. Weiter aber steigt die Geschwindigkeit proportional der Intensität der Wellengeschwindigkeit bis zu einem gewissen Maximum

*) Erst nachträglich konnte ich die Arbeit von Olshausen (2138) erhalten. Er stellt folgende Geschwindigkeiten fest:

Tier	Länge in mm	Weg in mm pro Sek.
Arion empiricorum	65	0,84
	70	1,00
	108	0,96
Limax maximus	93	2,65
	130	3,25—3,33
Agriolimax agrestis	30—32	1,50—2,20
Helix pomatia	100	1,15

Die Werte liegen zum Teil wesentlich höher als Simroth sie angab; doch dürfen die Ergebnisse des letzteren wohl als die exakteren gelten.

**) Simroth hat aber dann im Freien (Wald) 9 cm beobachtet.

(30—40 cm), bei dessen Überschreitung (Überhastung) sie wieder abnimmt. So kann bei kleineren Tieren die geringere Anzahl der Wellen das gleiche leisten wie die höhere Anzahl bei größeren, oder die Leistungsfähigkeit der einzelnen Wellen ist umgekehrt proportional der Anzahl der zu gleicher Zeit die Sohle bedeckenden Wellen.

Ehe wir uns nun anderen Bewegungen zuwenden, ist noch einer Nebenerscheinung der Lokomotion zu gedenken. Vlès*) hörte bei einer an einer Glaswand kriechenden *Helix* ein knirschendes Geräusch, das er als Folge des Gleitens der Schale auf dem Glas deuten möchte. Später (2172) beschreibt er erneute Beobachtungen an *Helix aspersa* und kann sicherstellen, daß dieses Knirschen („bruit de grincement") tatsächlich von der Schale (nicht etwa von der Radula) herrührt. Sie wird beim Kriechen infolge Ein- und Ausatmens periodisch vorwärts bewegt und nähert sich dabei der Unterlage (Glas). Dann entsteht, falls die berührende Stelle mit etwas Staub oder Schleim bedeckt ist, ein Geräusch wie das Fibrieren einer kleinen Anzahl hoher Töne, das ziemlich intensiv und auf 7—8 m Entfernung gut hörbar ist.

Ein anderes dumpfes, mehr schnalzendes Geräusch beobachtete Jousseaume (2114) bei 2 *Limax maximus*, die sich in sehr lebhafter Bewegung befanden. Welche Organe diese Töne hervorriefen, konnte Jousseaume nicht feststellen. Natürlich können sie nicht von der Schale herrühren, die ja bei *Limax* innerlich ist. Vlès (2172) hat nun auch bei *Helix aspersa* außer dem Knirschen ein zweites, viel schwächeres Geräusch gehört, das wie von einem Zerplatzen einer Schleimhaut herrührend klang. Bei der Seltenheit dieses Geräusches konnte aber Vlès nichts Sicheres ausmachen. Es muß also fraglich bleiben, wie dieses Schnalzen zustande kommt und ob es mit dem von Jousseaume beobachteten Tönen identisch ist, wie Vlès vermuten möchte.

b) Einziehen der Schnecke in die Schale.

Den Vorgang des Zurückziehens analysiert Trappmann (2525) bei *Helix pomatia* genauer. Das Einziehen beruht lediglich auf der Tätigkeit des Retraktor (Columellaris); durchschneidet man dessen Arme, so kann sich der Fuß zwar stark kontrahieren, aber nicht mehr in die Schale zurückziehen. Vor dem Zurückziehen muß der geschwellte Zustand des Fußes aufgehoben werden, um das gesamte Tier in der Schale bergen zu können. Die schwellende Flüssigkeit, das Blut, wird durch Kontraktion aller Muskeln aus dem Schwellgewebe des Fußes entfernt und sammelt sich in dem geräumigen Teil der Leibeshöhle unter dem stark muskulösen Diaphragma. Der entleerte Fuß löst sich nun leicht von der Unterlage los, da die Adhäsion infolge der Schlaffheit stark verringert oder gar aufgehoben ist. „Die in der Sohlenmitte ansetzenden Fasern des Musculus

*) Vlès, F., Procès-verbal de la séance du 27 octobre 1908. — Bull. Soc. Zool. France, XXXIII, 1908, p. 145 (Lit.-Verz. 2760).

retractor anterior kontrahieren sich, so daß eine Längsfalte entsteht und sich die beiden Fußkanten, durch Kontraktion der Transversal- und der transversalen Diagonalmuskeln eine Rille bildend, aneinander legen. Nun beginnt der Retraktor das gesamte Tier in die Schale einzuziehen. Zuerst wird der Musculus retractor externus kontrahiert, um ... den Kopf mit den ... Tentakeln zu bergen, sodann zieht der Musculus retractor anterior, unterstützt vom Musculus retractor pedis, den gesamten vorderen Körper des Tieres in die Schale ...; zuletzt arbeitet der Musculus retractor posterior, der den Schwanz einzieht und ihn zum Schutze des vorderen Körpers nach vorne herüberschlägt. Der Mandelrand wölbt sich über das ganze Tier, und zwei am Mantel befindliche Lappen bilden den letzten Verschluß." Damit das Tier im Gehäuse Platz finden kann, müssen alle Muskelsysteme der vorderen Körperhälfte und besonders des Fußes kontrahiert werden. Freilich ist nicht gut vorstellbar, wie die gesamte Muskulatur oft monatelang in starker Kontraktion verharren soll. Man kann wohl nur daran denken, daß die zunächst statthabende Kontraktilität von dem viskosoiden Tonus abgelöst wird und so gleichsam eine Sperrung stattfindet.

c) Das Austreten der Schnecke aus der Schale.

Wieder macht Trappmann (2525) für *Helix pomatia* genauere Angaben. Nach ihm geschieht das Austreten der Schnecke aus dem Gehäuse durch Schwellung. Schon allein durch Kapillarität vermag das lockere Schwammgewebe des Fußes (bei schlaffen Muskeln) ziemlich viel Blut aufzusaugen. Freilich genügt für eine zur Adhäsion erforderliche Schwellung die Kapillarität durchaus nicht. Vor allem ist damit auch nicht das Herauskommen aus der Schale zu erklären. Hier tritt das muskulöse Diaphragma in Tätigkeit, das das unter ihm reichlich angesammelte Blut mit aller Macht durch Kontraktion seiner Muskeln in die vordere Körperhöhle und den Kopf drückt und so das Tier aus der Schale heraustreibt.

d) Das Schwimmen der Pulmonaten.

Es bedarf keiner näheren Begründung, daß ein Schwimmen nur bei den wasserbewohnenden Basommatophoren anzutreffen sein kann. Die oft als „Schwimmen" bezeichnete Bewegung dieser Formen an der Oberfläche des Wassers ist, wie schon S. 1079 erwähnt, nicht eigentlich ein Schwimmen, sondern vielmehr ein Kriechen auf einem Schleimband wie auf einem festen Substrat. Wir haben diese Art der Fortbewegung bereits oben kennen gelernt (s. S. 1078). Unter „Schwimmen" können wir hier nur die bei *Lymnaea* häufig beobachtete Tatsache verstehen, daß sich die Tiere trotz der spezifisch schwereren Kalkschale im Wasser aufsteigen und nach Belieben wieder versinken lassen können. Letzteres könnte so erklärt werden, daß die Luft in der Atemhöhle zusammengepreßt wird, wenn sich das Tier etwas in die Schale zurückzieht. Dadurch würde eine Volumenverminderung hervorgerufen, die das Untersinken bewirkt.

Ist eine solche Annahme schon unsicher, so wissen wir über das Aufsteigen eigentlich nichts. Ob möglicherweise Volumenvergrößerung dabei eine Rolle spielt, muß dahingestellt bleiben.

e) Bewegung der Fühler.

Das Vorhandensein der kräftigen Muskelbündel, die in die Augententakel ziehen, führte ganz allgemein zu der Annahme, daß diese Muskeln einen Retraktor darstellen. Das Ausstülpen dagegen erfolge durch Blutdruck. Diese als sicher geltende Ansicht wurde aber durch Versuche, die Abric (656) an *Helix pomatia* anstellte, etwas berichtigt. Abric schnitt den Kopf mitsamt den Cerebralganglien ab. Obwohl damit der Retraktor eines seiner Fixpunkte beraubt war, erfolgte gleichwohl Ein- und Ausstülpen der Tentakel. Das gleiche geschah, wenn die Fühlerspitze entfernt wurde. Damit war gezeigt, daß weder das Einstülpen nur auf dem Retraktor beruhen konnte, noch das Ausstülpen auf Blutdruck allein. Neuerdings hat nun Nonne*) die Frage erneut aufgegriffen. Er kam zu ähnlichen Ergebnissen; ja, selbst isolierte und ausgestreckte Tentakel zeigten auf mechanische Reize hin deutliche Reaktion. Hieraus geht hervor, daß auch bei Abwesenheit der Cerebralganglien die Bewegung nicht aufhört, wenn sie auch mehr oder weniger bald ausklingt. Die Übermittelung der Reize an isolierten oder vom Zentralganglion getrennten Tentakeln muß also wohl durch den subepithelialen Nervenplexus erfolgen, und die Bewegung ist wohl dann nur durch die Tätigkeit der unter dem Epithel liegenden Muskulatur zu erklären. Ist damit zwar nachgewiesen, daß Retraktor und Blutdruck für eine Bewegung der Tentakel nicht unbedingt erforderlich sind, so glaube ich doch, daß beiden bei dem intakten Tier eine nicht unwesentliche, wenn nicht die Hauptrolle bei der Tentakelfunktion zufällt. Wozu sollte anderenfalls der relativ starke Muskelstrang vorhanden sein?

f) Aktivität und Ruhe.

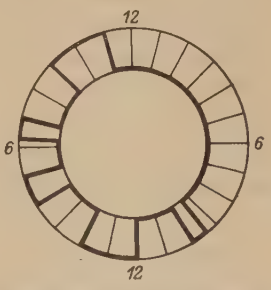
Szymanski**) prüfte die Aktivität bzw. Ruhe unter anderen Tieren auch an *Helix pomatia*. Die Verteilung beider Perioden während eines 24-stündigen Zyklus ist an dem unten stehenden Aktogramm (Fig. 495) zu erkennen. Es wird zunächst daraus deutlich, daß *Helix* zu den polyphasischen Tieren zu rechnen ist, bei denen also innerhalb von 24 Stunden mehrere Aktivitäts- und mehrere Ruheperioden abwechseln; erstere sind aber während der Nacht häufiger als bei Tage. Wenn nun Szymanski die Aktivität in den Nacht- und Vormittagsstunden allein dem Feuchtigkeitsbedürfnis zuschreibt, das in den trockenen Tagesstunden Ruhe bewirkt, während optische Einflüsse auszuschalten seien, weil *Helix* blind sei, so geht er darin zu weit. *Helix* ist, wie wir noch sehen werden, sicher

*) Nonne, F., Versuche über den Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration der Augen bei Pulmonaten. — Arch. Entw. Mech., CV, 1925 (Lit.-Verz. 2761).

**) Szymanski, J. S., Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen. — Zeitschr. Allg. Physiol., XVIII. 1918 (Lit.-Verz. 2762).

optischer Rezeption fähig, so daß also auch darin ein Faktor für die Verteilung von Ruhe und Bewegung zu erblicken ist. Um nun die Gesamtmenge von Aktivität und Ruhe in einem 24-stündigen Zyklus kennenzulernen, berechnet Szymanski aus dem Aktogramm einen Beweglichkeitsquotienten Q, der sich dann aus folgender Formel ergibt: $Q = \frac{a}{24 - a}$, wobei a die Zahl der Aktivitätsstunden innerhalb von 24 Stunden bedeutet. Für *Helix pomatia* ist bei konstanter Zimmertemperatur im Durchschnitt $Q = 0{,}75$; d. h. es sind in einem Zyklus rund 10 Aktivitäts- und 14 Ruhestunden. Wenn auch zugegeben werden muß, daß diese Zahlen je nach Tier, Zustand desselben und vor allem je nach äußeren Faktoren sehr großen Schwankungen unterworfen sein dürften, so ist doch immerhin wertvoll, überhaupt einmal zahlenmäßige Anhaltspunkte über die tägliche Aktivität einer Schnecke zu erhalten.

Fig. 495.



Aktogramm von *Helix pomatia*. Auf dem inneren Kreis die Ruhe-, auf dem äußeren die Aktivitätsperioden; die obere 12 bedeutet Mittag, die untere Mitternacht. Nach Szymanski.

II. Physiologie der Stützsubstanzen.

1. Entstehung und Wachstum der Schale.*)

Über den Ort der Schalenbildung am Mantelrand wurde oben (S. 184, 821) schon genauer berichtet. Es sei hier nochmals darauf hingewiesen, daß die am Mantelrand überall zahlreich auftretenden Kalk- und Schleimdrüsen für die Enstehung der Schale gänzlich ohne Einfluß sind. Lediglich der Mantelrinne (Periostracum), dem Drüsenpolster (Ostracum) und dem Rückenepithel (Pigment?, Hypostracum) kommt diese Aufgabe zu. Am genauesten sind diese Verhältnisse bei *Helix aspersa* durch Moynier de Villepoix (901, 902) und bei *Helix pomatia* durch Biedermann (687, 2207, 2209) untersucht worden.

Das Wachstum der Schale ist kein kontinuierliches, beschränkt sich vielmehr auf eine relativ kurze Zeit, mehrere Wochen, und zwar auf die Zeit kurz nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf. *Helix pomatia* baut dann etwa bis in den Hochsommer hinein ein mehr oder weniger langes Stück Schale. Dieses ist zunächst noch ziemlich durchsichtig und besitzt eine elastische, weiche Beschaffenheit. Erst ganz allmählich wird die Schale durch Neuauflagerung von Kalksubstanz verdickt und dadurch hart und spröde. Das zuletzt gebildete Schalenstück aber bleibt weichhäutig und völlig kalkfrei. Daraus folgt, daß die normale Schalenbildung mit

*) Simroth hat bereits diese Vorgänge genau dargestellt (S. 192ff.). Da seit dieser Zeit keine Untersuchungen vorliegen, beschränke ich mich hier nur auf ganz kurze Wiedergabe der Ergebnisse.

der Abscheidung eines zunächst ganz zarten und weichen Häutchens beginnt, das nur aus organischer Substanz besteht. Es ist dies das

a) Periostracum.

Die Bildung dieser Schalenschicht geht von bestimmten Zellen der Mantelrinne aus und ist rein kutikularer Natur. Dies erhellt daraus, daß das junge Periostracum deutlich eine zarte, polygonale Felderung erkennen läßt, die nichts anderes ist als der „Abklatsch" der freien Zellflächen des Bildungsepithels. Der Zusammenhang der Schicht mit den Zellen ist zunächst ein ziemlich fester, ohne daß aber von einer untrennbaren Beziehung gesprochen werden kann.

Die chemische Beschaffenheit dieser jüngsten Periostracumteile ist eine andere als die der älteren. Erstere geben eine positive Biuretreaktion, stellen sich also als eiweißartige Substanzen dar, während in den älteren Teilen diese Reaktion ausbleibt. Hier muß also die Umwandlung in echte Periostracummasse erfolgt sein, über deren Aufbau (Conchyolin?) wir noch nichts Genaueres wissen.

b) Kalkschichten.

Ungleich schwieriger und weniger klar sind die Vorgänge bei der Bildung der Kalkschichten. Das erste Auftreten von Kalk finden wir in kleinen, rundlichen Scheibchen, die zunächst sehr blaß und schwach lichtbrechend sind (XI, Fig. 14). Sie nehmen an Fläche und besonders an Dicke zu, bis schließlich eine zusammenhängende Schicht entsteht. Jedes der Plättchen läßt einen dichteren, helleren Kern und eine dunklere Randzone erkennen. Diese Sphärite nun bestehen, wie aus ihrem optischen Verhalten (Fehlen der Doppelbrechung) und ihrer chemischen Reaktion sicher zu beweisen ist, aus phosphorsaurem Kalk. Erst in einiger Entfernung vom Rande treten zwischen diesen Plättchen Körperchen aus Calciumkarbonat auf, die bald allein noch am Schalenaufbau beteiligt sind. Die Scheibchen ordnen sich dann zu den Fibrillen, wie sie ja die Schale erkennen läßt. Regenerationsversuche an Schalenstellen, die genügend weit vom Mantelrande entfernt sind, ergeben, daß auch die unterste Schalenschicht (Hypostracum) von den Rückenepithelzellen in prinzipiell der gleichen Weise gebildet wird, d. h. anfangs Auftreten von Calcitsphäriten, die allmählich in die faserig blätterige Struktur übergehen.

Auf Grund dieser Beobachtungen müssen wir also annehmen, daß aus den Zellen des Mantelpolsters, bzw. aus den Rückenepithelzellen ein organisches Sekret ausgeschieden wird, in dem dann phosphorsaurer Kalk in Form von Sphäriten auskristallisiert; — wie sich der spätere Ersatz durch kohlensauren Kalk vollzieht, ist noch unbekannt. Damit erhebt sich aber die heute noch durchaus nicht befriedigend gelöste Frage, ob es sich um einen reinen Kristallisationsprozeß handelt, der unbeeinflußt von den lebenden, sezernierenden Zellen abläuft, oder ob letztere noch

irgend einen bestimmenden Einfluß ausüben. Bournon*) vertritt die Ansicht, daß die Zusammenordnung der Kalkteilchen allein den Gesetzen der Kristallisation gehorche. Zu gerade entgegengesetzter Auffassung kommt Stempell**). Die von zahlreichen Autoren zu dieser Frage geäußerten Ansichten beziehen sich zunächst auf Lamellibranchier. Gegen die von Stempell geäußerte Meinung, soweit Gastropodengehäuse in Betracht kommen, spricht aber sehr die Gestalt der Elemente der geschichteten Plättchenlage, die einen direkten, formenden Einfluß des darunterliegenden Epithels einfach ausschließt. Betrachtet man aber nun die merkwürdigen und komplizierten Bauverhältnisse der Gastropodenschale, so erscheint es allerdings schwer verständlich, darin das Resultat eines nur „zufälligen" Kristallisationsprozesses zu erblicken. Schon die Tatsache, daß die einander folgenden Schichten sich rechtwinklig kreuzen, bringt kaum überwindliche Schwierigkeiten für die Erklärung ihrer Entstehung mit sich. Biedermann kommt daher zu der Annahme, daß der gestaltende Einfluß der lebenden Mantelepithelzellen „sich darauf beschränke, Kristallisationszentren in Form von ‚Keimen' zu schaffen, deren molekularer Bau ein gesetzmäßiges Wachstum in gewisser Richtung verbürgt, indem sich neue Teilchen in streng gesetzmäßiger Weise an die vorhandenen angliedern". Daß es tatsächlich im wesentlichen auf solche Kristallisationszentren „in bestimmter Anordnung, Form und Struktur" ankommt, geht aus Versuchen Biedermann's hervor, dem es gelang, aus Lösungen zufällig Reihen von Kalkgebilden zu erhalten, die nach Struktur und auffallender Regelmäßigkeit wohl einen Vergleich mit den Elementen der Schale gestatten (vgl. S. 197). Wenn auch Kristallisationsvorgänge eine nicht unwesentliche Rolle spielen, so erscheint es auch mir unmöglich, durch sie allein, d. h. rein mechanisch, den Aufbau der Schale in all ihrer Komplikation zu erklären.

2. Chemismus der Schalenbildung.

Recht unklar liegen auch noch die chemischen Vorgänge bei der Absonderung der Schalensubstanz. Daß die Schale nicht eine Inkrustation von außen her ist, wie im Mittelalter allgemein angenommen wurde, sondern ein Ausscheidungsprodukt des Körpers darstellt, gilt seit Réaumur's (2466, 2467) Versuchen über Regeneration defekter Schalen ohne Ausnahme. In welcher Form aber die Baustoffe der Bildungsstelle zugeführt werden, ist auch heute noch nicht sicher. Daß der Kalk als Karbonat den Hauptanteil am Aufbau der Schale bildet, ist seit langem bekannt. Daneben kommen

*) Bournon, E., Traité compl. de la chaux carbonatée et de l'arrogonite. London 1808. — Auszug in: Noeggerath, J., Die Übereinstimmung der Muschelschalen und Perlen in ihrem kristallographischen Bau und noch anderen mineralogischen Kennzeichen mit Kalkspat und Aragonit. — Arch. Nat. Gesch., XV, 1849. (Lit.-Verz. 2763).

**) Stempell, W., Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen. — Biol. Ctrbl., XX, 1900 (Lit.-Verz. 2764).

aber in geringen Mengen noch andere Stoffe vor. Die Zusammenstellung verschiedener Analysenresultate ergibt ein Bild, wie es die Tabelle, S. 1089 zeigt.

Der Kalk, den die Schnecken zum Aufbau der Schale benötigen, kommt wohl ausnahmslos mit der Nahrung in den Körper. Eine Annahme Brockmeier's, daß Schnecken auch mit ihrer Fußsohle Kalk aufnehmen könnten, scheint mir zum mindesten der Nachprüfung sehr nötig zu sein, wenn sie überhaupt nicht ganz zurückzuweisen ist. Völlig kalkfreie Nahrung macht den Tieren den Schalenbau unmöglich.

Der so aufgenommene Kalk wird nun, nach Barfurth (674, 2194), in den Kalkzellen der Mitteldarmdrüse als Phosphat abgelagert, sofern er nicht unmittelbar dem Organismus zugeführt wird. Der Aschen- (also auch *Ca*-) Gehalt der „Leber" ist zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden. Nach Barfurth beträgt er für *Helix pomatia*:

im Winter (Tier eingedeckelt)	10,26%
Mai	20,24%
September	25,72%
Herbst (unmittelbar nach dem Eindeckeln) . . .	10,00%

Diese rapide Abnahme im Herbst bringt Barfurth, wohl mit Recht, mit der Bildung des Epiphragmas zusammen, das zudem auch noch einen beträchtlichen Gehalt an Calciumphosphat zeigt. Analysenresultate der Deckelzusammensetzung sind:

Stoff	Doering (2767)	W. Wicke (2769*)	B. Wicke (2766)
Kohlensaurer Kalk	—	94,24	86,75
Phosphorsaurer Kalk . . .	5,8668	5,73	—
Phosphorsaure Erden . .	—	Spur	5,36
Phosphorsaures Eisenoxyd	—	—	0,16
Eisenoxyd	—	Spur	—
Kohlensaures Magnesium	—	—	0,96
Kieselerde	—	—	0,35
Organische Substanz . . .	—	—	6,42

Beim Vergleich mit den oben gegebenen Schalenanalysen erkennt man sofort den wesentlich höheren Gehalt an Calciumphosphat.

Als weitere Stütze für Barfurth's Annahme müssen dessen Befunde gelten, nach denen kurz vor dem Eindeckeln im Mantel relativ viel Phosphorsäure auftritt, an einer Stelle also, an der normalerweise nur wenig Phosphat zu finden ist. Außerdem zeigt sich, daß der Deckel „fast genau soviel H_3PO_4 enthält, wie die aus der Leber verschwundenen anorganischen Bestandteile".

Daß dieser Kalkvorrat der Mitteldarmdrüse aber auch beim Schalenbau Verwendung finden kann, zeigen weitere Versuche Barfurth's an *Helix*

*) Wicke, W., Analyse des Gehäusedeckels der *Helix pomatia*. — Ann. d. Chem. LXXXVII, 1853 (Lit.-Verz. 2769).

Tier	Kohlensaurer Kalk	Kieselsaurer Kalk	Phosphorsaurer Kalk	Eisenoxyd	Kohlensaures Magnesium	Alkalien	Manganoxydul	Kalium	Strontium	Organische Substanz	Kieselsäure (Sand)	Autor
Helix pomatia	98,5	—	—	—	—	—	—	—	—	1,5	—	Joy*)
„ „	96,07	—	0,85		0,98	—	—	—	—	0,95	1,15	Wicke**)
„ „	97,5671	0,1989	0,0229	0,0396	0,0832	0,1176	0,0009	Spur	Spur	1,7698	—	Doering***)
„ „	98,30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Spur	Meyer (2431)
Cepaea nemoralis	95,22	—	0,90	—	—	—	—	—	—	3,88 $+H_2O$	—	Schmidt (2477)
„ „	82,62	—	—	—	—	—	—	—	—	17,38 $+H_2O$	—	Schloßberger†)
„ „	96,0655	0,2801	0,0745	0,0368	0,0554	0,1899	0,0011	Spur	—	3,1067	—	Doering***)
Eulota fruticum	98,1573	0,1158	0,0363	0,0185	0,0245	0,2011	—	—	—	1,6337	—	Doering***)
Arianta arbustorum von Granitboden	93,0178	0,2674	0,1306	0,0395	0,0432	0,2007	0,0008	Spur	—	5,6591	—	
Arianta arbustorum von Kalkboden	94,7464	0,1776	0,0696	0,0305	0,1306	0,1129	0,0005	Spur	—	4,5110	—	
Xerophila ericetorum . . .	98,4837	0,3866	0,1053	0,0714	0,0890	0,0886	0,0288	—	—	0,4227	0,1004	
Buliminus detritus	98,0847	0,1676	0,0366	0,0672	0,0226	0,1184	0,0062	Spur	—	1,1876 $+H_2O$	—	
Bulimus radiatus	93,41	—	—	—	—	—	—	—	—	6,59 $+H_2O$		Schloßberger†)
Pupa spec. (westindisch)	93,48	—	—	—	—	—	—	—	—	6,52		Schloßberger†)
Zonites algirus	96,054	—	—	—	0,177 *Mg*	Tonerde	0,179	—	—	1,541	Spur	Nalepa (912)
Lymnaea stagnalis	96,74	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Meyer (2431)
Planorbis corneus	97,57	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Meyer (2431)

*) Joy, C. A., Analyse des Narwallzahnes und des Gehäuses von *Helix pomatia*. — Ann. d. Chem., LXXXII, 1852 (Lit.-Verz. 2765).

**) Wicke, B., Chemisch-analytische Ergebnisse. — Ann. d. Chem., CXXV, 1863 (Lit.-Verz. 2766).

***) Doering, A., Bemerkungen über die Bedeutung und Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschale. — Diss. Göttingen 1872 (Lit.-Verz. 2767).

†) Schloßberger, J., Zur näheren Kenntnis der Muschelschalen, des Byssus und der Chitinfrage. — Ann. d. Chem., XCVII, 1856 (Lit.-Verz. 2768).

pomatia. Wurden die Tiere durch teilweise Entfernung der Schale zur Regeneration gezwungen, so verminderte sich die Kalkmenge der Mitteldarmdrüse sehr rasch. Der normale Gehalt an Mineralbestandteilen in der „Leber" von Sommertieren betrug 25,72% der Trockensubstanz, sank aber bei 4 Tage vorher operierten Tieren auf 16,99%. Wir dürfen daraus schließen, daß auch bei normalem Schalenbau im Frühjahr dieser Kalk Verwendung findet.

Damit aber kommen wir zur Frage des Kalktransportes. Das dabei das Blut die wesentlichste Rolle spielt, ist leicht verständlich. Leider besitzen wir fast keine Angaben, wie hoch der Kalkgehalt desselben ist. Nach Ficinus (vgl. Keferstein-Bronn) enthalten 3,45 g *Helix*-Blut 0,12 g Trockensubstanz mit 0,0148 g *Ca*. Das würde einem Gehalt von 0,43% des frischen Blutes entsprechen. Nach Schmidt (2477) soll nun *CaO* im Blut als Calciumkarbonat oder -albuminat vorhanden sein. Für erstere Annahme sprechen Ergebnisse, die Bütschli (2238) feststellte. Beim Kochen von Blut schieden sich Calcit-Rhomboeder aus, und die von Biedermann (687) im abgekühlten *Helix*-Blut erhaltenen Kristalle erkannte Bütschli als wasserhaltigen kohlensauren Kalk ($CaCO_3 + 6\,H_2O$). Gegen die Annahme von Calciumalbuminat spricht, daß CO_2 oder CO_2-haltiges Wasser keine Abscheidung von Kalk bedingt. Auch Moynier de Villepoix glaubt, daß der Kalk mit Eiweißsubstanzen verbunden sei, und zwar als doppeltkohlensaures Calcium gelöst. Zu einer ziemlich eigenartigen Auffassung über die Abscheidung des $CaCO_3$ kommt dann schließlich Steinmann (2512, 2513). Nach ihm soll Eiweiß, „das aus der Lebenstätigkeit des Organismus ausgeschaltet würde", infolge bakterieller Zersetzung (Fäulnis) kohlensaures Ammoniak bilden. Dieses aber soll dann die Kalksalze ($CaCl_2$, $CaSO_4$) des Mantelsekretes als $CaCO_3$ fällen, neben Conchyolin. Es kann hier auf diese Theorie nicht näher eingegangen werden (vgl. hierzu Bütschli 2238); doch dürfte ihr schwerlich eine größere Bedeutung zukommen.

3. Spezifisches Gewicht der Schalen und Modifikation des Schalenkalkes.

Die ersten Angaben über das spezifische Gewicht von Schalen macht Bournon (2763; s. S. 1087), nach dem es zwischen 2,7—2,8 schwankt. Genauere Werte führt dann De la Bèche*) an, leider ohne daß die Methode der Bestimmung genannt wird. Viel später untersuchte Kelly**) zahlreiche Arten. Sie verwandte die Suspensionsmethode. Die verschiedenen Ergebnisse sind in einer Tabelle auf S. 1091 dargestellt.

Ganz allgemein wurde angenommen, daß der Kalk in den Schalen der Pulmonaten als Aragonit auftrete, da die Meigen'sche Kobaltprobe stets positiv ausfiel. Kelly fand nun als mittleres spez. Gew. aller bis

*) De la Bèche, H. T., Researches of the theoretical geology. — London 1834 (p. 75) (Lit.-Verz. 2770).

**) Kelly, A., Über Conchit, eine neue Modifikation des kohlensauren Kalkes. — Jena. Ztsch., XXXV, 1900 (Lit.-Verz. 2771).

dahin als Aragonit angesprochenen Modifikationen 2,87, einen Wert, der sich von dem des echten Aragonites ebenso deutlich unterscheide wie von dem des Calcites; sie sah also darin eine neue Modifikation, die sie, eben wegen ihres Vorkommens, als Conchit bezeichnete. Bütschli zeigt dann aber, daß von Kelly das spez. Gew. nach einer unrichtigen Formel berechnet worden ist; eine Berichtigung der Resultate ergibt, daß eine auch nur einigermaßen deutliche Trennung von Conchit und Aragonit auf Grund ihrer spezifischen Gewichte nicht möglich ist und daß die übrigen von Kelly angeführten Charaktere des Conchits hinfällig sind. Nach ihm ist der mittlere Wert des spez. Gew. der Pulmonatenschalen mit etwa 2,85 anzusetzen, d. h. die Schalen bestehen aus Aragonit, wie ja auch die Kobaltprobe (zuletzt von Wille [2540] für *Stenogyra decollata* und von Beck [2198] für *Buliminus* spec. ausgeführt) anzeigt. Zugleich zeigt Bütschli, daß der geringe $MgCO_3$-Gehalt (unter 0,5 %) für Aragonit charakteristisch ist (gegenüber 0,5 % und mehr bei Calcit).

Art	Spez. Gew.	Bestimmer
Stenogyra decollata	2,81	de la Bèche (2770)
Bulimus undatus	2,85	„
„ *bovinus*	2,84	„
„ spec.	2,845	Kelly (2771)
Campylaea cingulata	2,87	de la Bèche
Helix pomatia	2,82	„
Helix pomatia	2,75	Kelly
Cepaea hortensis	2,73	„
Helix pomatia (Epiphragma)	2,551	„
Helix pomatia (Epiphragma)	2,738	Bütschli (2238*)

Bisher ist Calcit nur im Epiphragma von *Helix pomatia* bekannt geworden, dessen Gehalt an $MgCO_3$ (0,9 %) und dessen spezifisches Gewicht 2,55 schon allein die Anwesenheit dieser Modifikation vermuten ließen.

4. Schalenstruktur.

Wenn auch die Schalen der Pulmonaten, besonders im Gegensatz zu denen der Prosobranchier, im allgemeinen als glatt gelten können — Anwachsstreifen usw. bleiben hierbei außer acht —, so finden wir doch neben mancherlei Rippen, Leisten und Kielen auch Haare, stets aber relativ klein (s. S. 111). Über die Entstehung aller dieser Gebilde kann kaum mehr ein Zweifel sein; sie werden in entsprechenden Vertiefungen oder Säckchen, welche die Matrizen darstellen, am Mantelwulst, bzw. in der Mantelrinne gebildet (s. S. 188).

5. Schalenpigmente.

Nicht ganz so klar wie bei den Schalenskulpturen liegen die Verhältnisse bei der Bildung der Schalenzeichnung. Es dürften aber auch

*) Berechnet aus dem $CaCO_3$-Gehalt nach B. Wickes (2766; s. S. 1089) Analyse.

hier als Entstehungsort die Schalenbildungszonen in Betracht kommen. Moynier de Villepoix (901, 902) fand in den Zellen des Schalenbildungsepithels von *Cepaea nemoralis* Pigment, und zwar jeweils nur an den Stellen, die den Schalenbändern entsprechen. Ähnliches gibt Distaso (2281) und Matthes (2423) an (s. S. 180, 824). Wird hier also das Pigment mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Cutis durch das Epithel in die Schalensubstanz ausgeschieden, so bringt van Herwerden (2349) noch einen anderen Gesichtspunkt hinzu, nämlich die Bedeutung der Oxydase bei der Pigmentbildung. Brachte er eine junge *Lymnaea ovata* in eine Mischung von α-Naphthol und Dimethylparaphenylendiamin (Oxydasereaktion nach Roehmann u. Spitzer), so trat eine schöne dunkelblaue Bänderung auf. Die Reaktion spielte sich in der äußersten Schicht des Mantels ab und zwar besonders intensiv in der Nähe der Wachstumszone; d. h. es mußten sich dort Oxydasen vorfinden. Van Herwerden folgert nun, daß auch dort, wo normalerweise Bänderung auftritt — bei seinem Untersuchungsobjekt fehlten solche ja; er wies aber auch nur das Vorhandensein der Oxydase nach und brachte das Chromogen künstlich hinzu —, wohl besonders oxydasereiche Stellen vorliegen, an denen ein vom Tier geliefertes Chromogen etwa die Braunfärbung bedingt. Es muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, ob solche Annahmen, etwa für *Cepaea*, Geltung haben können.

6. Chitin bei Pulmonaten.

Wir können die Darstellung der Stützsubstanzen nicht abschließen, ohne kurz auf das allerdings nur in geringer Menge anzutreffende Chitin einzugehen. Es wurde meist angenommen, daß solches nur in der Radula zu finden sei, aber erst Wester (2538) erbrachte den exakten Nachweis, daß die Grundsubstanz aller Teile der Radula tatsächlich Chitin ist. Zugleich prüfte er das weitere Vorkommen im Pulmonatenkörper, fand es aber nur noch im Kiefer und an kleinen Bezirken der Darmkutikula. Später hat dann Spek (2506) noch genauere Untersuchungen an Radula und Kiefer vorgenommen und zugleich die weiteren Bestandteile dieser Gebilde und deren Entstehung analysiert (s. S. 875). Neuere Untersuchungen liegen nicht vor, so daß ich mich hier mit diesem Hinweis auf die früheren Darstellungen begnügen kann.

III. Farbwechsel und chromatische Hautfunktion.

Wenn auch bei den Pulmonaten ein lebhafter Farbwechsel, wie ihn z. B. die Cephalopoden zeigen, sicher nicht vorkommt, so fehlt er doch nicht ganz. Schon die Tatsache, daß, vornehmlich bei den Nacktschnecken, eine fast ins Unendliche gehende Färbungsverschiedenheit auftritt, die leider nur zu oft zur Aufstellung neuer „Arten“ Veranlassung gegeben hat, und daß, besonders nach Simroth's Feststellungen, die Nacktschnecken im Laufe ihrer Individualentwicklung eine oft recht bedeutende Umfärbung durchmachen, legt den Gedanken nahe, daß die Pigmente einer Ver-

änderung, einem Wechsel unterliegen müssen, der durch meist noch unbekannte Faktoren bedingt wird. Daß nun ein Farbwechsel auch innerhalb relativ kurzer Zeit erfolgen kann, berichtet bereits Leydig (875, 2772*): *Amalia marginata* (= *Limax carinatus* nach Leydig) besaß einen graurötlichen Ton. Wurde ein solches Tier eine Nacht lang in eine feuchte Blechschachtel gesperrt, so zeigte es am folgenden Tag eine dunklere Färbung. Ebenso hellt sich die gleiche Art, in eine Lösung von Kaliumbichromat geworfen, zunächst, solange sie noch lebt, stark auf, um im Tode wieder dunkel, fast schwarz zu werden. *Limax variegatus* ließ ein lebhafteres „Farbenspiel" erkennen, indem die Pigmentflecken ihre Lage wechselten und so dem Untersucher ein exaktes Zeichnen erschwerten. Genügen diese Angaben auch nicht, eine genauere Analyse des Farbenwechsels vorzunehmen, so zeigen sie doch, daß ein solcher sicher existiert.

Daß das Pigment in Chromatophoren lokalisiert ist, zeigte ebenfalls Leydig bereits. Weber (2536) bestätigt es zuletzt wieder für *Agriolimax agrestis* (s. S. 808).

Unsicher bleibt, welche Faktoren für die Pigmentierung in Frage kommen. Leydig (2772) glaubt, daß das Bedürfnis nach Licht die Ursache sei. Eine solche Erklärung scheint zweifelhaft, wenngleich das Licht (nicht das Bedürfnis nach Licht), wie wir gleich sehen werden, doch von Bedeutung ist. Einen zweiten Grund erblickt Leydig in der verschiedenen Örtlichkeit, an der die Tiere leben. Das würden also wohl ganz allgemein klimatologische Ursachen sein müssen. Hierfür würde durchaus sprechen, daß z. B. *Arion empiricorum* an kühleren, höher gelegenen Punkten meist dunkel bis schwarz, in wärmeren Flachgebieten dagegen mehr hellrot erscheint. Die mancherlei Ausnahmen davon zeigen aber, daß Temperatur und Höhenlage allein keinesfalls zur Erklärung ausreichen. Auch dem Untergrund bzw. dessen Farbe scheint nach Kammerer (1944) ein Einfluß zuzuschreiben zu sein. *Limax cinereoniger* wurde teils auf Garten-, teils auf gelber Lehmerde gehalten. Im ersteren Falle blieben, bei etwa einjähriger Beobachtung, die schwarzen Streifen kontinuierlich, etwa vorhanden gewesene Unterbrechungen wurden ausgefüllt und die Binden in ihrer Gesamtheit breiter. Auch der übrige Grundton erleidet eine Verdunkelung. Anders auf Lehmboden; der Untergrund hellt sich auf, die Pigmentbinden zerfallen in Fleckenreihen. Ähnliches stellte Kammerer bei *Agriolimax agrestis* und *Helix pomatia* fest, bei der sich auch die Schale der Farbe des Bodens bzw. dessen Helligkeitswert anpaßte (Lehmerde: Gehäuse hellgrau bis schmutzigweiß; Gartenerde: Schale braun bis kastanienbraun).

Einen weiteren Faktor fand A. Weber (2177) in der Nahrung. Tier und Schale verschiedener Basommatophoren (*Lymnaea stagnalis, auricularia, ovata, peregra, palustris, Planorbis umbilicatus, carinatus, Ancylus fluviatilis*)

*) Leydig, F., Bemerkungen über Farben der Hautdecke und Nerven der Drüsen bei Insekten. — Arch. Mikr. Anat., XII, 1876 (Lit.-Verz. 2772).

zeigten je nach der Art des Wassers, in dem sie lebten, und der Nahrung, die ihnen darin zur Verfügung stand, eine verschiedene Färbung und zwar:

Art des Wassers und der Nahrung	Färbung	
	des Tieres	der Schale
Humusboden	dunkelgrau bis schwärzlich	hellgrau mit Stich ins Gelbliche
Wasser sumpfig, faulende Pflanzenreste	dunkelgrau	heller oder dunkler braun
Moorwasser	dunkelgrau, gelblich überflogen oder getüpfelt	gelbbraun
Wasser kalkhaltig	grauweiß	weißlich, höchstens rötlich behaucht
Wasser kalkhaltig, klar; Grund steinig, sandig	weißgrau	weißgrau

Wesentlicher aber scheint doch die Temperatur zu sein. Simroth (2633) beobachtete die Nacktschnecken in der Natur und fand, daß *Limax maximus* im oberitalienischen Gebiet vielfach rote und gelbe Töne aufweist, und nahm als Ursache das Klima an. Genauer prüfte Künkel (2119) die Frage an *Arion empiricorum*. Nach ihm begünstigt gleichmäßige, mittlere Temperatur den roten, schwächt aber den schwarzen Farbstoff. Andererseits kommt Künkel zu der Annahme, daß Humussäure die Bildung des roten Farbstoffes hemme, die des schwarzen begünstige. Er fand nämlich auf einer sumpfigen, mit Moos bewachsenen Wiesenfläche stets nur schwarze *Arion empiricorum*, in der Umgebung aber nur rotbraune. Hielt er nun zwei junge, von rotbraunen Eltern stammende Tiere unter ähnlichen (künstlichen) Bedingungen (das sich zum Teil zersetzende Moos wurde nicht erneuert; als Wasser diente fast nur das, was sich am Boden des Gefäßes ansammelte), so war nach erlangter Geschlechtsreife keine Spur von rotem Farbstoff vorhanden, die Körper waren schwarzblau. Daß weder Kalkmangel noch übermäßige Feuchtigkeit oder Ableitung der Körperwärme durch die Zinkschachtel Ursache der Schwarzfärbung waren, wird dadurch bewiesen, daß Geschwister der Versuchsobjekte unter ähnlichen Bedingungen gehalten, aber mit wöchentlichem Mooswechsel und Entfernung des Bodenwassers, rotbraun wurden. Sonach muß also wohl die Bildung des rotbraunen Pigmentes durch chemische Einflüsse unterdrückt werden können. Die Feuchtigkeit bewirkte nach Weber (2536) bei *Agriolimax agrestis* eine Vermehrung des rotbraunen Pigmentes, ebenso reichliche Durchlüftung des Versuchsglases, d. h. also wohl hauptsächlich Sauerstoff.

Eingehender beschäftigte sich aber Weber mit der Wirkung des Lichtes auf die Chromatophoren. Er brachte die Tiere unter sonst gleichen Bedingungen in verschiedenfarbiges Licht. Das Verhalten der Chromatophoren bei Beginn und am Ende des fünf Wochen dauernden Versuches zeigt die folgende Tabelle, in der + Vorhandensein, — Fehlen und (+)—, bzw. +(—) fast völliges Fehlen, bzw. etwas geringere Intensität bezeichnet:

Licht	bei	rotbraune Chromatophoren	schwarze Chromatophoren
violett (dunkel)	Beginn	+	+
	Ende	(+)−	−
blau	Beginn	+	+
	Ende	(+)−	−
blaugrün	Beginn	+	+
	Ende	+	(+)−
orange	Beginn	+	+
	Ende	+(+)	+(−)
rot	Beginn	+	+
	Ende	++	+

Neben der Wirkung auf die Chromatophoren stellte nun Weber auch eine Beeinflussung des allgemeinen Befindens der Tiere fest. Während die „Orange"- und „Rot"-Tiere sichtlich an Größe und Gewicht zunahmen, zeigten die „Blaugrün"-Tiere einen Übergang zu den „Blau"- und „Violett"-Tieren, die stetig kleiner wurden, förmlich schrumpften. Da nun die roten und orangefarbenen Strahlen einen thermischen, die blauen und violetten aber einen mehr chemischen Effekt besitzen, sind also die genannten Veränderungen der Tiere nicht durch einfache mechanische Lichtwirkung zu erklären, sondern als Folge zellphysiologischer Prozesse. Im Zusammenhang damit steht wohl auch die helle Farbe der Blau- und Violett-Tiere. Zunächst erfolgt eine ganz deutliche Ausdehnung der Melanophoren, d. h. also eine Dunkelung, wie sie Leydig schon beobachtete (s. o.), doch setzt dann eine weitgehende Reduktion der Zellen ein, so daß die Tiere schließlich hell erscheinen. Versuche mit geblendeten Schnecken ergaben die gleichen, nur etwas schwächeren Reaktionen. Schließlich prüfte Weber noch die Wirkung des ultravioletten Lichtes, das eine ganz bedeutende Expansion und Vermehrung der rotbraunen Farbstoffzellen zur Folge hatte, wie die folgende Tabelle zeigt:

Untersucht am:	Belichtungsdauer in Min.	Rotbraune Chromatophoren		schwarze Chromatophoren	
		Helltiere*)	Dunkeltiere*)	Helltiere	Dunkeltiere
3. VII.	1	+	−	+	+
4. „	$1^1/_2$	+	−+	+	+
5. „	2				
6. „	$2^1/_2$	+	−+	+	+
7. „	3				
8. „	$3^1/_2$	−+	−	+	+
9. „	4				
10. „	$4^1/_2$	+	+	+	+
11. „	5				
12. „	$5^1/_2$				
13. „	6	+	++	+	++
14. „	$6^1/_2$	++	++	+	+
16. „	$2 \times 3^1/_2$	++	+++	+	++

*) „Helltier" = Tiere wurden unter normalen Bedingungen, also tagsüber im Hellen belassen; „Dunkeltier" = Tiere wurden während des ganzen Versuches dunkel gehalten.

Aus beiden Versuchsreihen schließt Weber, zunächst allerdings mit Rücksicht auf die durchaus nicht genügenden Ergebnisse mit großer Vorsicht, daß die Chromatophoren Regulatoren sind gegen den Wechsel von Kälte und Wärme, Dunkelheit und Licht und damit auch gegen Feuchtigkeit und Trockenheit. Da nun bei allen anomalen Belichtungsverhältnissen die rotbraunen Pigmente sich vermehren, könnte man vielleicht den allgemeinen Schluß ziehen, daß sie gewissermaßen negative Photokatalysatoren sind; die Melanophoren könnten dann positive Photokatalysatoren sein. Weber glaubt aber doch in letzterer eher Wärmeregulatoren erblicken zu können, wenigstens werden sie in langwelligem Lichte vergrößert. Schließlich läßt sich vermuten, daß die Funktion der Chromatophoren teilweise wenigstens autonom und vielleicht von peripheren Nervennetzen abhängig ist, teilweise aber auch vom Zentralnervensystem reguliert wird.

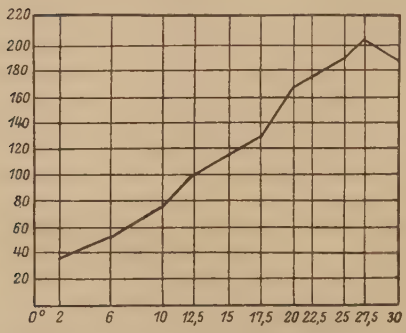
So bleiben also auch jetzt noch vielerlei Fragen ungelöst und weitere Versuche sind abzuwarten.

Unterliegt also die Intensität der Pigmentierung (normale und melanistische Formen) mancherlei äußeren Faktoren, so führt aber solche Beeinflussung wohl nie zu völligem Pigmentmangel, d. h. zu Albinismus, wie wir solchen bei vielen Formen kennen. Hier spielt ohne Zweifel ein innerer Faktor die Hauptrolle; die Pigmentierung bzw. die Potenz der Pigmentbildung ist erblich, und nur wenn dieser „Pigmentfaktor" fehlt, dürfte es zur Bildung albinotischer Formen kommen. Welche Ursachen freilich diesen Ausfall bedingen, bleibt vorerst noch unbekannt (vgl. hierzu S. 1153).

IV. Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt.

Über die Wärmebildung bei Pulmonaten wissen wir, wie bei niederen Tieren überhaupt, relativ wenig. Es bedarf natürlich kaum der Erwähnung, daß auch hier als Quelle der Wärme die bei den Dissimilationsprozessen frei werdenden Kalorien in Frage kommen. Über den Anteil der einzelnen Organe bei dieser Wärmeproduktion ist freilich gar nichts bekannt. Was weiter die Faktoren anlangt, von denen die Größe der Wärmebildung im Körper abhängig ist, so liegen einige Angaben nur für den Einfluß der Temperatur des umgebenden Mediums vor. Vernon (2529) stellt die Abgabe von Kohlensäure in mg pro Kilogramm und Stunde fest (s. o., S. 997). Seine Ergebnisse an *Helix pomatia* mag die Kurve (Fig. 496) zeigen. Daraus läßt sich nur so viel ersehen, daß die Zunahme der durch

Fig. 496.



Helix pomatia Kurve der Kohlensäureabgabe. — Nach Vernon.

die CO_2-Abgabe gemessenen Wärmebildung bei niedrigen Temperaturen im allgemeinen langsam erfolgt, um bei Temperaturen über etwa 17° rascher anzusteigen. Nehmen wir nun an, daß die gesamte Kohlensäure dem Fett entstammt und also 1 g CO_2 = 3,37 Kal. ist, dann würde sich die Wärmebildung bei 30° C Außentemperatur mit 14 Kal. pro kg und 24 Stunden errechnen.

Über die Körperwärme selbst wissen wir nichts; doch ist anzunehmen, daß sie nur um ein ganz geringes über der Außentemperatur liegt.

Im Zusammenhang mit den eben erörterten Fragen mag noch kurz die Wirkung hoher bzw. tiefer Temperaturen auf die Schnecken gestreift werden. Schon oben (S. 1067) wurde angegeben, daß die obere Lebensgrenze relativ tief liegt. Nach Vernon's (2530) Versuchen tritt bei Landformen die Wärmestarre bei etwa 50°, bei Wasserformen bei etwa 40° ein. Als Ursache gibt Vernon die Gerinnung des Muskeleiweißes an. Wir können also sagen, daß Temperaturen von über 50° schon nach kurzer Zeit (wenigen Minuten) den Tod herbeiführen. Auch für tiefe Temperaturen ist die Grenze gering. Yung stellte zwar fest, daß *Helix pomatia*, Temperaturen von −100 bzw. −130° C 4 bzw. 20 Stunden lang ausgesetzt und dann langsam erwärmt, am Leben bleibe. Gaspard (790) aber fand, daß *Helix* bei Temperaturen von −7° und −8° R (= −8,75° und −10° C) zugrunde gehe. Auch Clessin (2772a*) vermutet, daß bei Kälte über −5° R (= −6,25° C) „wohl die meisten Tiere erliegen". Kühn (2116) bezeichnet zwar diese Angaben mit Rücksicht auf Yung's Ergebnisse als unrichtig, doch zeigen Künkel's (2119) umfangreiche Versuche mit *Helix pomatia*, daß gut gedeckelte Tiere, die sich nicht in der Erde oder unter Laub verkrochen haben, in der freien Natur bei Temperaturen von −9° bis −10° C auch dann ausnahmslos sterben, wenn die Kälte nicht länger als 12—14 Stunden andauert.

V. Die Produktion von Elektrizität.

Bisher liegen keine Untersuchungen vor über elektrische Erscheinungen im Pulmonatenkörper. Inwieweit Biedermann's Befunde an den glatten Muskeln von *Anodonta* auch für die Lungenschnecken Geltung haben, muß dahin gestellt bleiben**).

VI. Die Produktion von Licht.

Auch über eine Lichtproduktion bei Pulmonaten wissen wir fast nichts. Die einzige Angabe, die ich finden konnte, macht Suter (1699) für *Latia lateralis*, deren Mantelrand und Schleim leuchten soll. Ob hier Leuchtorgane oder Leuchtdrüsen auftreten oder ob die Lumeniszenz, was wahrscheinlicher ist, von irgendwelchen Symbionten ausgeht, bleibt ungewiß. Möglicherweise handelt es sich auch gar nicht um Symbiose, sondern nur um ein zufälliges Auftreten von Leuchtbakterien im ausgeschiedenen Schleim.

*) Clessin, S., Das Verhalten der Mollusken im Winter. — Korrespondenzbl. zool. mineral. Ver. Regensburg, XXVI, 1872 (Lit. Verz. 2772a).

**) Biedermann, W., Die elektrischen Erregungen des Schließmuskels von *Anodonta*. — S. B. Akad. Wiss. Wien, 3. Abt., XCI, 1885.

VII. Physiologie der Formbildung.

A) Allgemeines.

Auf die Entstehung der Asymmetrie, die ja nicht nur für die Pulmonaten gilt, kann hier nicht näher eingegangen werden; sie tritt uns beim fertigen Tier am Gehäuse bzw. an dem in ihm enthaltenen Eingeweidesack entgegen. Hier unterscheiden wir rechts- und linksgewundene Formen. Die Hauptmenge der Pulmonaten ist rechtsgewunden; in geringerer Anzahl finden wir Linkswindung (Physiden, *Clausilia*, *Jaminia* [*Buliminus*] *quadridens*, *Vertigo pusillo*, *V. angustior*, *Achatina sinistrorsa*, *Partula* spec. u. a.). In beiden Fällen haben wir normalerweise die Windungsrichtung konstant, doch begegnen wir zum Teil öfter, zum Teil seltener verkehrtgewundenen Tieren, d. h. unter normal rechtsgewundenen solchen mit Linkswindung oder umgekehrt. Pelseneer (1926) gibt ein Verzeichnis solcher teratologischer Formen, das im folgenden ergänzt ist durch Angaben von Dautzenberg*) und Schlesch**).

A) Abnorme Linkswindung.

Gibbus lyonetianus, pagoda;
Rhytida villandrei;
Nanina zeus;
Xesta duplocincta, javanica, umbilicata;
Limax schwabi;
Zonites algirus;
Hyalinia cellaria + var. *septentrionalis, lucida, nitens, nitida, nitidula;*
Vitrina pellucida;
Arion empiricorum;
Mesomphix ligera;
Punctum pygmaeum;
Laoma moellendorffi;
(Helix) Pyramidula alternata, humilis, rotundata, rupestris, solitaria, strigosa + var. *cooperi;*
(Helix) Polygyra albolabris, appressa, elevata, exoleta, fallax, hirsuta, inflecta, mitchelliana, multilineata, obvoluta, profunda, septemvolva, thyroides;
(Helix) Pleurodonta auricoma, lychnuchus;
(Helix) Hadra bipartita;
(Helix) Stylodonta unidentata;
(Helix) Acavus haemastoma, phoenix;
(Helix) Dorcasia globulus, lucana;
(Helix) Leucochroa candidissima + var. *umbilicata* + var. *maxima;*
(Helix) Geomitra micromphala;

*) Dautzenberg, P., Rede. — Bull. Soc. Zool. France, XXXIX, 1914, p. 55 (Lit-Verz. 2773).

**) Schlesch, H., Über Abnormitäten der Färbung, der Windungsrichtung und der Gehäusebildung bei den Clausiliiden. — Arch. Moll.kd. LIX, 1927 (Lit-Verz. 2774).

(Helix) Helicella acuta, agna, apicina, arenarum, candidula, cantiana, carthusiana, cespitum, conspurcata, ericetorum (= itala); explanata, fasciolata, moneriana, neglecta, oreata, rupestris, trepidula, trochoides, unifasciata, variabilis, virgata;
(Helix) Hygromia cinctella, hispida, limbata, rufescens, tristis;
(Helix) Vallonia pulchella;
(Helix) Helicogona arbustorum, cornea, lapicida, quimberiana;
(Helix) Helicogena aperta, aspersa;
Helix pomatia;
(Helix) Otala apalolena, axia, lactea, myristigmea, punctata, vermiculata;
(Helix, Tachea) Cepaea hortensis, nemoralis, splendita, sylvatica;
(Helix) Iberus platychela;
(Helix) Euparypha pisana;
(Helix) Eulota fasciola, fruticum;
Placostylus aesopus, fibriatus, ouveanus, senilis;
Orthalicus fasciatus, undatus, vexillum;
Liguus poeyi, virgineus;
Rumina (Stenogyra) decollata;
(Ena, Buliminus) Zebrina detrita, obscura:
Cerion fordi;
Pupa armigerella, avenacea, bigorriensis, brauni, cylindracea, farinesi, muscorum, umbilicata;
Vertigo substriata;
Clausilia livida;
Achatina fulica, panthera, reticulata;
Cochlicopa tridens;
Cionella lubrica;
Ferussacia barclayi, subcylindrica;
Caecilianella spec.*;*
Glessula orthoceras;
Succinea elegans, oblonga, ovalis, pfeifferi;
Lymnaea auricularia, glabra, limosa, ovata, palustris, peregra, stagnalis, voluta.

B) Abnorme Rechtswindung.

Buliminus (Ena) quadridens;
Pupa (Bifidaria) perversa; P. (Pupoides) contrarius;
Balea perversa;
Clausilia almissana, bidens, bidentata, biplicata, concilians, duboisi, macarana, meissneriana, nigricans, ornata, perversa (= rugosa), plicata, plicatula, stentzi;
Physa acuta, fontinalis.

Die Annahme, daß mechanische Störungen die Ursache für die Entwicklung „verkehrter“ Windungen sind, verliert durch Künkel's (2119)

Experimente sehr an Wahrscheinlichkeit. Weder Druck noch Erschütterung oder Rotation konnten die Entwicklung stören oder die Windungsrichtung beeinflussen. Auf die Frage der Vererbung kommen wir später zurück.

Was die Entwicklungsvorgänge während der Ontogenie anlangt, so kann hier auf Simroth's Darstellung (S. 670—752) verwiesen werden, da neuere Untersuchungen nicht vorliegen. Aus diesen Beobachtungen geht mit als Wesentlichstes hervor, daß eine scharfe Scheidung der späteren Organbezirke schon im Ei anzunehmen ist, d. h. daß gewisse Blastomeren oder Blastomerengruppen einen ganz bestimmten Entwicklungsgang vorgeschrieben haben; ihre Entfernung würde das Fehlen eines Organes oder Organteiles bedingen.

B) Entwicklung.

Die Furchung verläuft dexiotrop (bzw. laeotrop). Wie sehr dieser Prozeß von der Temperatur abhängig ist, zeigt ein Versuch Künkel's (2119). Eier von *Limax cinereoniger*, die in Wasser von 22—25°C lagen, erreichten das Vierzellenstadium $1^1/_2$ Stunden nach dem Ausstoßen der beiden Richtungskörperchen, während bei Eiern des gleichen Geleges, die aber in Wasser von 10—12°C gehalten wurden, hierzu 8 Stunden nötig waren. Die Dauer der Embryonalentwicklung hängt also von der Temperatur ab. Sie verläuft bei 18—25°C am raschesten, ist aber nicht bei allen Arten, selbst nicht bei allen Eiern des gleichen Geleges die gleiche. Am genauesten berichtete hierüber Künkel. Er fand:

Tier:	Die Entwicklung dauert je nach Temperatur Tage:			
Arion empiricorum	27—32	39—42	67— 75	100—120
„ *simrothi*	28—32	39—42	67— 75	100—120
„ *subfuscus*	22—27	30—34	80—100	—
„ *hortensis*	19—21	22—24	30— 34	80—100
„ *bourguignati*	18—20	22—24	30— 34	80—100
„ *minimus*	17—20	25—28	30— 34	80—100
Limax cinereoniger	19—21	22—24	—	—
„ *cinereus*				
„ *variegatus*	20—22	30—32	43— 47	—
„ *arborum*	24—26	36—40	112—120	—
„ *tenellus*	20—24	44—46	98—102	—
Agriolimax agrestis	27—30	45—50	110—120	—
Amalia marginata	37—39	40—46	52— 54	112—131
Campylaea cingulata	18—20	22—25	—	—
Arianta arbustorum				
Helix pomatia	25—30	—	—	—

Neben der Temperatur dürfte auch das Licht eine nicht unwesentliche Rolle für die Entwicklung spielen. Yung*) fand in verschiedenfarbigem Licht folgende Zeiten für die Dauer der Entwicklung bei *Lymnaea*:

*) Yung, E., Contribution à l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants. — Arch. Zool. exp. gén., VII, 1878 (Lit. Verz. 2775).

Farbe	Eier abgelegt am	Entwicklung	Das Schlüpfen beginnt am	Entwicklungsdauer Tage
rot	19. IV.	normal	26. V.	36
gelb	14. IV.	„	9. V.	25
grün	16. IV.	bis zur Herzbildung, dann Zerfall	—	—
blau	21. IV.	normal	10. V.	19
violett	12. IV.	normal (Larve sehr groß)	29. IV.	17
weiß	—	—	—	27
dunkel	22. IV.	—	25. V.	33

Auffallend ist hierbei die schädigende Wirkung des grünen Lichtes und die Beschleunigung im Violett.

Daß weiter auch noch andere Faktoren auf die Entwicklung beeinflussend wirken können, zeigt Wierzejski bei *Physa fontinalis*. Setzte er dem Wasser Seewasser zu, so blieb ein Zusatz von 5% ohne Wirkung; 10% riefen teratologische Erscheinungen hervor; doch wurden selbst noch 25% ertragen, wenn der Zusatz ganz allmählich erfolgte. Die Entwicklung erleidet aber dann eine ganz wesentliche Verzögerung und dauert fast das Fünffache der normalen Zeit.

Über weitere künstliche und natürliche Abnormitäten vergleiche man oben die Darstellung von Simroth (S. 750).

Maße und Gewichte von Schnecken die eben die Eihülle verlassen haben, gibt, so viel ich sehe, nur Künkel (2119) an:

Tier	Sohlenlänge mm	Sohlenbreite mm	Gewicht g
Arion empiricorum . . .	8—9	2—2,5	0,016—0,026
„ *simrothi*	7—8	1—1,2	0,007—0,008
„ *subfuscus*	6—7	1	0,005—0,006
„ *hortensis*	6—7	1	0,004—0,005
„ *minimus*	—	—	0,002
Limax cinereoniger	8—9	1,6—2	0,018—0,020
„ *arborum*	8—10	1	—
Amalia marginata	—	—	0,037—0,040
Helix pomatia	—	—	0,040—0,080

C. Wachstum.

Das Wachstum der stylommatophoren Gehäuseschnecken dürfte ganz allgemein mit dem Eintritt der Geschlechtsreife abgeschlossen werden. Dies gibt sowohl Lang (64) an für *Cepaea hortensis* und *C. nemoralis*, wie auch Moynier de Villepoix (901/902) für *Helix aspersa*. Künkel (2119) bestätigt diese Ansicht durch genauere Züchtungsversuche mit *Helix pomatia*. Außerdem aber stellt er das gleiche Verhalten für *Arianta arbustorum* fest, die nach Lang möglicherweise schon vor beendetem Schalenwachstum

geschlechtsreif werden könnte. Anders verhalten sich die Lymnaeen und vielleicht die Basommatophoren überhaupt. Diese vermehren sich, schon ehe das Gehäusewachstum abgeschlossen ist. Nach Künkel setzte eine *Lymnaea stagnalis* ihr erstes Gelege mit einem Alter von 9 Monaten ab; ihr Gehäuse war 20 mm hoch und 9 mm breit; nach $1^3/_4$ Jahren war das Tier ausgewachsen, besaß eine Schalenhöhe von 47 mm, eine Breite von 23 mm und hatte bis dahin schon 22 Gelege abgesetzt. Ganz ebenso verhalten sich nun auch unsere Nacktschnecken. Auch sie hatten mit Ausnahme von *Arion empiricorum* bei der ersten Eiablage ihr Wachstum noch nicht abgeschlossen, wie die folgenden Angaben Künkel's zeigen:

Tier	Maße nach der 1. Eiablage			Maße nach der 3. bzw. 5. Eiablage			Körperverlängerung nach der 1. Eiablage
	Körperlänge mm	Sohlenbreite mm	Gewicht g	Körperlänge mm	Sohlenbreite mm	Gewicht g	%
Arion subfuscus .	47	7	1,320	76	11	4,770	61,0
„ *minimus* . .	25	3	0,282	40	4	1,120	60,0
Limax cinereoniger	180	19	20,120	210	20	42,600	16,6
„ *variegatus* .	71	11	5,200	105	14	12,230	47,8
„ *arborum* .	50	5	1,090	70	6	2,500	40,0
Amalia marginata	60	5	3,800	90	8	10,000	50,0
Arion empiricorum	170	26	37,290	170	26	52,000	0

Wenn nun gleichwohl am Ende des Wachstums nicht alle Tiere des gleichen Geleges in der Größe übereinstimmen, so erklärt sich das daraus, daß eine ganze Anzahl äußerer Faktoren eine Rolle spielen und das Wachstum beschleunigen bzw. verlangsamen oder überhaupt beeinflussen. Künkel stellt zunächst durch Beobachtung und Messung ganz allgemein fest:

a) Größere, eiweißreichere Eier liefern größere Schnecken als kleinere Eier.

b) Alle Schnecken, die beim Verlassen der Eihülle kräftiger sind als ihre Geschwister, wachsen unter denselben Bedingungen nicht nur rascher, sondern werden auch größer als diese.

Die Frage, welche Umweltsfaktoren eine Beeinflussung bewirken, ist öfters behandelt worden. Für die Stylommatophoren führt Künkel folgende an:

a) Wärme. Stets blieben die in kühleren Räumen gehaltenen Tiere hinter ihren bei höherer Temperatur (20—25° C) gezogenen Geschwistern im Wachstum zurück und erreichten nie deren Größe.

b) Feuchtigkeit. Welcher Hauptfaktor für das Gedeihen der Schnecken das Wasser ist, wird aus dem schon oben (S. 1044, 1048) Mitgeteilten klar.

c) Anzahl der Tiere (Raum?). Wurden 50—100 Schnecken in einem gemeinsamen Stalle gehalten, so blieben sie trotz reichlicher Nahrung bedeutend kleiner als ihre Geschwister, von denen nur je 8—10 zusammen lebten.

d) Futter. Daß reichliche und zweckmäßige Nahrung für das Gedeihen mit der wesentlichste Faktor ist, bedarf kaum einer Erklärung.

Eingehender noch ist die Wirkung der äußeren Faktoren bei den Basommatophoren untersucht worden. Die erste diesbezügliche Angabe macht wohl Hogg (1179), der beobachtete, daß *Lymnaea stagnalis* in einem kleineren Aquarium kleiner blieb als ihre Geschwister, die in einem größeren Behälter lebten. Genauere Untersuchungen stellte aber dann erst Semper (995) an und nach ihm eine Reihe anderer Forscher, Varigny*), Legendre (2122/2123), Colton (2081), Willem (1050) und Popovici-Baznosanu (2143). Von diesen Autoren werden nun die verschiedensten Faktoren als beeinflussend angenommen.

a) Nahrung. Daß die Futtermenge von wesentlicher Bedeutung ist, wird, wie natürlich, von keinem der Forscher geleugnet; doch glauben Semper und Varigny, diesen Faktor dadurch ausschalten zu können, daß sie während der Versuche überreichlich Wasserpflanzen gaben. Colton versuchte aber bei *Lymnaea columella* festzustellen, ob die Art des Futters als Faktor in Frage käme und verwendete Elodea und Myriophyllum, indem er jeweils Tiere mit bzw. ohne diese Pflanzen 52—57 Tage beobachtete. Das Ergebnis war kein einheitliches, bald waren die Tiere mit Pflanzen größer, bald die ohne solche. Colton erkannte aber zugleich, daß nicht die Art des Futters maßgebend sei, sondern die Anwesenheit von Steinchen (bzw. Sandkörnern oder allgemein fester Partikel), die überhaupt erst eine rationelle Ausnützung dieses Futters ermöglichen (vgl. auch S. 1020). Damit sind auch die so wechselnden Ergebnisse der ersten Versuchsreihen erklärt. Einige seiner Ergebnisse mögen die wesentliche Bedeutung dieses Faktors zeigen:

Versuchsdauer Tage	Anzahl der Versuchstiere	Bedingung		Mittlere Größe am Ende des Versuches mm	Wassermenge ccm
60	3	mit	Steinchen	8,0	500
	3	ohne		3,6	
60	2	mit	Steinchen	7,4	500
	2	ohne		5,4	
43	4	mit	Steinchen	2,3	500
	4	ohne		1,3	
77	3	mit	Steinchen	4,7	500
	3	ohne		3,5	
77	3	mit	Steinchen	1,7	500
	3	ohne		3,5	

Der letzte Versuch vorstehender Tabelle zeigt nun gerade ein entgegengesetztes Resultat, und das legt die Vermutung nahe, daß neben den

*) Varigny, H. de, Recherches sur le nanisme expérimental, contribution à l'étude de l'influence du milieu sur les organismes. — Journ. Anat. Phys. Paris, XXX, 1894 (Lit.-Verz. 2776).

Steinchen als Faktor wohl noch ein anderer in Betracht kommt. Hierauf macht dann, allerdings ohne Colton's Arbeit zu kennen, Popovici-Baznosanu aufmerksam. Nicht die phanerogamen Wasserpflanzen bilden die Hauptnahrung der jüngeren Lymnaeen, sondern eine Mikroflora, bestehend hauptsächlich aus Algen, und nur in Ermangelung solchen Futters werden tote, schließlich auch lebende Blätter angegangen (vgl. hierzu auch oben S. 879). Eine Reihe Versuche mit *Lymnaea stagnalis* bestätigen diese Annahme:

Versuchsdauer Tage	Anzahl der Tiere	Bedingung	Länge der Tiere am Ende des Versuches mm	Wassermengen Volumen ccm	Wassermengen Oberfläche qcm
29	5	Algenüberzug an den Aquariumswänden	19	1400	113
143	5	desgl.	26	2500	275
29	5	Elodea; ohne Algenüberzug	6	1400	113
143	5	desgl.	12,5	1400	113
29	10	Ohne Elodea; Wände mit Algenüberzug	13	1900	133
143	10	desgl.	16		
29	10	mit Elodea; Wände ohne Algenüberzug	4		
143	10	desgl.	9,5		

b) Volumen der Wassermenge. Semper stellte durch eine ganze Anzahl Versuche fest, daß das Wachstum von *Lymnaea stagnalis* proportional dem Wasservolumen sei und daß das Maximum des Volumeneinflusses bei einer jedem einzelnen Individuum zukommenden Wassermenge von 2—4 l eintritt (bei mittlerer Sommertemperatur). Das Wachstum verläuft zunächst etwa bis zur dritten Woche ganz langsam, steigt dann bis zur 7. oder 8. Woche sehr rasch an und nimmt danach wieder mehr und mehr ab. Die Ursache der fördernden Wirkung größerer Wassermengen sieht Semper im Vorhandensein eines unbekannten Stoffes im Wasser, „ohne dessen Anwesenheit die anderen Wachstumsbedingungen, wenn auch in günstigster Weise vorhanden, keinen Wachstumseinfluß äußern können". Varigny stellte dann eine ähnliche Proportionalität fest, lehnt aber Semper's Erklärung ab und erblickt die Ursache im Fehlen von „Übung und Bewegung". Legendre findet keine solche Abhängigkeit:

Volumen des Wassers, das jeden zweiten Tag gewechselt wurde.	Zahl der lebenden Tiere am Ende des Versuches	Mittlere Größe in mm
150 ccm	57	1,8
50 ccm	54	1,8

Bleiben also Tiere in geringeren Wassermengen im Wachstum zurück, so sind es nach Legendre die Exkrete, besonders die flüssigen oder löslichen, die hemmend einwirken. Mit diesen Ergebnissen stimmen im Prinzip auch die Befunde von Willem an *Lymnaea ovata* und *Planorbis marginatus* überein, wonach das Volumen ohne Einfluß bleibt, wenn das Wasser genügend durchlüftet wird. Etwa gleichzeitig stellte Colton fest, daß stets die Tiere, die im kleineren Wasservolumen gehalten wurden, die kleineren blieben, bestätigte also Semper's Ansicht. Popovici-Baznosanu wiederholte diese Versuche, konnte aber die Ergebnisse der älteren Autoren nur zum Teil bestätigen:

In	500	ccm	Wasser	erreichte	eine	junge	*Planorbis corneus*	4	mm	Durchmesser.
„	1000	„	„	„	„	„	„	6	„	„
„	500	„	„	„	„	„	*Lymnaea stagnalis*	5	„	„
„	1000	„	„	„	„	„	„	7	„	„
„	1000	„	„	„	„	„	„	9	„	„
„	2000	„	„	„	„	„	„	10	„	„
„	3000	„	„	„	„	„	„	11	„	„
In	1000	ccm	Wasser	erreichte	eine	junge	*Lymnaea stagnalis*	7	mm	Durchmesser.
„	1500	„	„	„	„	„	„	6	„	„
„	260	„	„	„	„	„	„	19	„	„
„	1640	„	„	„	„	„	„	19	„	„
„	500	„	„	„	„	„	„	6	„	„
„	500	„	„	„	„	„	„	11	„	„

Er kommt daraufhin zu dem Schluß, daß das Volumen nur indirekt einen wachstumsfördernden Einfluß hat, insofern das größere Volumen die Entwicklung einer reicheren Mikroflora begünstigen kann.

c) Oberfläche des Wassers.

Varigny nahm nun neben einer Abhängigkeit vom Volumen noch eine solche von der Wasseroberfläche an. Willem und Legendre lehnen eine solche Proportionalität aus den gleichen Gründen ab, die sie gegen die Volumenabhängigkeit anführen. Colton schließt sich mehr Willem's Ansicht an, meint aber doch, daß eine größere Oberfläche eine bessere Durchlüftung mit sich bringt und damit doch einen gewissen, wenn auch nicht sehr starken fördernden Einfluß auf das Wachstum ausübe. Auch Popovici-Baznosanu kann in vielen Fällen die Proportionalität bestätigen, aber durchaus nicht immer, und so nimmt er auch hier wieder nur einen indirekten Einfluß an, d. h. daß die Mikroflora bei größerer Oberfläche besser gedeihen könne als bei kleinerer. Ich glaube indessen, daß in diesem Falle der Durchlüftung der wesentlichere Anteil zuzuschreiben ist.

d) Anzahl der Tiere im gleichen Raum.

Übereinstimmend wird angegeben, daß mit zunehmender Zahl der Tiere, die im gleichen Volumen leben, die Größe abnimmt. Popovici-Baznosanu gibt wohl mit die klarsten Befunde an. Befanden sich unter sonst gleichen Bedingungen in einem Kulturgefäß

1 *Lymnaea stagnalis*, so erreichte sie eine Länge von 16 mm,
2 „ „ „ „ „ „ „ „ 12 „ ,
4 „ „ „ „ „ „ „ „ 10 „ ,
5 „ „ „ „ „ „ „ „ 6 „ .

Daß auch dieser Faktor dem der Nahrung unterzuordnen ist, leuchtet ohne weiteres ein; denn es kann nicht ohne Einfluß bleiben, ob die gleiche Nahrungsmenge unter eine größere oder eine kleinere Anzahl Tiere verteilt werden muß.

e) Sauerstoffgehalt des Wassers.

Varigny hielt eine Wachstumsbeeinflussung durch verschiedenen Sauerstoffgehalt für so gering, daß er nicht beachtet werden brauche. Demgegenüber aber stellt Willem bei *Lymnaea ovata* eine nicht unerhebliche Wirkung fest:

Versuchsdauer in Monaten	Größe der Tiere am Beginn des Versuches	Größe der Tiere (in mm) am Ende des Versuches	
		in gut durchlüftetem Wasser	in schlecht durchlüftetem Wasser
$3^1/_2$	7	9,5	7,8
4	4	8,4	6,2

Diese Ergebnisse konnte dann Colton durchaus bestätigen. In diesem Sinne sind aber wohl auch Legendre's Versuche an *Lymnaea stagnalis*, *L. auricularia* und *Planorbis corneus* zu deuten (s. auch unter b, S. 1104). Er hielt die Tiere teils in Wasser, das jeden zweiten Tag erneuert wurde, teils in Wasser, das während der ganzen Versuchsdauer nicht gewechselt wurde; das Volumen war immer das gleiche. Er fand:

Tier	Versuchsdauer	Mittlere Größe in mm bei:	
		„stagnierendem" Wasser	„erneuertem" Wasser
Lymnaea stagnalis	5. V.—10. VII.	2,0	2,9
	21. IV.—12. VII.	1,4	4,4
	21. IV.—12. VII	10,4	11,5
Planorbis corneus	27. IV.—12. VII	2,4	2,6
	29. IV.—12. VII.	7,5	8,4

Legendre suchte eine hemmende Wirknng lediglich im Vorhandensein von Exkreten (s. S. 1105); doch ist, wenigstens zum Teil, eine fördernde Beeinflussung durch höheren O_2-Gehalt anzunehmen.

f) Chemische Substanzen im Wasser.

Semper's Annahme einer „unbekannten" chemischen Substanz im Wasser, deren Anwesenheit für das Wachstum unbedingt erforderlich sei (s. S. 1104), wurde schon von Varigny zurückgewiesen und ist seitdem nicht wieder ernsthaft diskutiert worden. Varigny lehnt eine chemische Beeinflussung überhaupt ab, findet aber doch, daß *Lymnaea*, die in Wasser

gebracht wird, in dem vorher eine *Lymnaea* mehrere Monate gelebt hat, m Wachstum zurückbleibt. Colton prüft daraufhin die Frage, bei *Lymnaea columella*, ob die Faeces hierfür die Ursache sind. Er wäscht liese sorgfältig aus und findet, daß im Gegenteil eine meist fördernde Wirkung ausgelöst wird:

Versuchsdauer in Tagen	Anzahl der Tiere	Bedingung		Größe der Tiere am Ende des Versuches in mm
40	1	mit	Faeces	3,0
	1	ohne		1,8
60	8	mit	Faeces	3,6
	8	ohne		4,0
54	5	mit	Faeces	7,0
	5	ohne		3,0

Diese Wirkung ist aber nur indirekt, die Abfallstoffe begünstigen eine reichere Mikroflora. Zur gleichen Annahme kommt Popovici-Baznosanu. Wenn nun Varigny, der die Faeces nicht ausgewaschen hatte, gleichwohl zu anderen Resultaten gelangte, so müssen nach Colton eben die löslichen Stoffe den hemmenden Einfluß ausüben. Zu diesem Ergebnis kommt dann auch Legendre. Colton prüfte auch diese Frage und fand, daß schwache Lösungen von Abfall- oder Harnstoffen fördernd, starke dagegen hemmend wirken; in letzterem Falle überwiege die toxische Wirkung über die das Gedeihen der Mikroflora fördernde. Der gleiche Autor untersuchte dann auch noch die Wirkung der „Schalensalze" $CaCO_3$, $CaSO_4$ und $Ca_3(PO_4)_2$; ihre Gegenwart, besonders die des $CaSO_4$, fördert das Wachstum. Es erlangten die Tiere folgende Größen:

Dauer in Tagen	Bedingung	Größe in mm	Dauer in Tagen	Bedingung	Größe in mm
48	Kontrolltier	3,3	86	Kontrolltier	6,0
	Gegenwart v. $CaCO_3$.	3,9		Gegenwart v. $CaCO_3$.	5,7
	„ „ $CaSO_4$.	4,2		„ „ $CaSO_4$ . .	6,8
	„ „ $Ca_3(PO_4)_2$	3,0		„ „ $Ca_3(PO_4)_2$	6,5

g) Temperatur.

Schon Semper hatte festgestellt, daß die Temperatur einen ganz erheblichen Faktor für das Wachstum ausmacht. Er fand, daß *Lymnaea stagnalis* schon bei 10—11° R in 3—4 Wochen nur so viel wächst, wie bei dem Temperaturoptimum (15—20° R) in 1—2 Tagen. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kam Colton. Nach ihm sind es 2 Ursachen, welche das Wachstum bei geringeren Temperaturen beeinflussen, einmal der geringere Stoffwechsel und dann, wohl in Abhängigkeit davon, eine geringere Beweglichkeit der Tiere, die ihrerseits eine geringere Nahrungsaufnahme mit sich bringt.

h) Licht.

Colton prüfte die Wirkung von Dunkelheit und Helligkeit auf das Wachstum. Die im Dunkeln befindlichen Tiere blieben stets wesentlich im Wachstum zurück. Abgesehen davon, daß es nur sehr schwer ist, gewisse Fehlerquellen auszuschalten, wenn grüne Pflanzen als Futter gebraucht werden (d. h. also besonders Nahrungsmangel), so wird in der Natur ein solcher Faktor nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen können, da ja den Tieren fast stets die Möglichkeit gegeben ist, ihr Lichtoptimum aufzusuchen, d. h. also den Einfluß selbständig auszuschalten.

Diese 8 Faktoren können wir also wohl auf 3 Hauptfaktoren zurückführen: Nahrung, Temperatur, Sauerstoff, d. h. wir kommen im Prinzip zu den gleichen Faktoren, die wir oben für die Landpulmonaten fanden.

D. Regeneration.

Daß neben einer Regeneration der Schale (s. S. 194, 827) auch ein Ersatz verlorengegangener Körperstücke stattfindet, wurde schon oben (S. 829, 842) angeführt. Untersuchungen von Černy (1924), Megušar (1958a), Techow (1981, 2520a) und Sečerov befassen sich mit der Regeneration der Tentakel, die von Techow (2520a) und König (1947) mit Augenregeneration. War auch die Wiederherstellung der Augen eine bekannte Tatsache, so blieb doch unsicher, ob dabei das Nervensystem einen Einfluß ausübe. Daraus, daß der neue Nervus opticus erst nach völliger Ausbildung des neuen Auges von diesem aus gebildet und also erst nachträglich die Verbindung mit dem Zentralnervensystem hergestellt wird, folgert König, daß die Regeneration bei den Pulmonaten unabhängig vom Nervensystem sei. Diese Schlußfolgerung ist nicht zwingend. Eine sichere Entscheidung wäre erst zu treffen, wenn auch die nervösen Endpunkte des Nervus opticus, die im Zerebralganglion liegen, entfernt worden wären. Dies versuchte dann auch Techow, allerdings wegen der Schwierigkeit des Experimentes ohne Ergebnis. Erst neuerdings ist diese Frage wieder von Nonne (2761) aufgenommen worden. Nach ihm wurde von *Cepaea hortensis* das Auge auch dann regeneriert, wenn das zugehörige Cerebralganglion fehlte. Es besteht also keine qualitative Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem. Ebenso üben die zerfallenden Reste des alten Nervus olfactorius keinen Einfluß auf die Regeneration aus. Wohl aber findet sich ein quantitativer Einfluß auf die Augenregeneration. Diesbezügliche Versuche Nonne's seien in der folgenden Tabelle zusammengestellt, in der „—“ (bzw. „+“) völlige Exstirpation (bzw. völliger Erhalt) bedeuten und die ungefähre Länge des Nerven im Verhältnis zu dem normalen durch Worte ausgedrückt ist (siehe die gegenüberstehende Tabelle).

Also nur in den Fällen, in denen der Nervus peritentacularis externus verletzt war, trat eine Verzögerung der Regeneration ein, ohne daß diese aber ganz sistierte, d. h. der quantitative Einfluß wird sicher durch diesen Nerven, wahrscheinlich aber auch durch die beiden anderen periten-

kulären Nerven (internus, medius) ausgeübt. Die Augenregeneration ist nabhängig von der Tentakelregeneration, d. h. kann eintreten und voll-ndet werden, ehe letztere eingesetzt hat. Auch das Anheften des Tentakel-etraktors an das Tentakelepithel bleibt ohne Einfluß.

Zugleich stellte Nonne noch fest, daß die Regeneration des Tentakel-etraktor vom Regenerationsblastem des Tentakels ausgeht.

Daß auch der Schwanz, der durch Autotomie bei *Helicarion cuminghi*, *Trophysaon hemphilli* u. a. abgeworfen werden kann, regeneriert wird, darf ngenommen werden, wenn auch spezielle Untersuchungen fehlen.

Linke Seite			Rechte Seite			Beobachtungszeit	Verhältnis links : rechts
Nervus opt.	Nervus olf.	Nervus peritentacularis	Nervus opt.	Nervus olf.	Nervus perit.		
Zerebralganglion exstirpiert			+	+	+	$9^1/_2$ Monate	1 : 7
„		„	+	+	+	$6^3/_4$ „	2 : 3
„		„	−	−	$^1/_2$	$6^1/_2$ Wochen	0 : + *)
−	−	—	+	+	+	$6^1/_2$ „	2 : 5
−	−	kurz	+	+	+	6 „	2 : 3
−	−	kurz	kurz	+	+	?	1 : 1**)
+	+	$^1/_2$	+	+	+	6 Wochen	1 : 2
$^1/_2$	$^1/_2$	$^1/_2$	+	+	+	$5^1/_4$ „	0 : +
kurz	kurz	+	+	+	+	5 „	7 : 5
kurz	kurz	+	$^1/_2$	$^1/_2$	+	$5^1/_2$ „	1 : 1
−	+	+	+	+	+	5 „	1 : 1
$^1/_2$	$^1/_2$	+	+	+	+	$5^1/_4$ „	1 : 1

E. Physiologie der Zeugung.

1. Allgemeines.

Die Fortpflanzung der Pulmonaten ist stets eine geschlechtliche, und zwar wohl ausnahmslos eine digene; denn vereinzelte Annahmen einer Parthenogenese sind bisher noch nicht sicher bewiesen. Beiderlei Geschlechtsprodukte werden immer im selben Tier ausgebildet, d. h. die Pulmonaten sind ohne Ausnahme zwittrige Organismen. Wenn wir nun bei *Agriolimax laevis* nicht selten Individuen antreffen, die, wie Simroth 99) wohl zuerst fand, „rein weiblich“ sind, so ist dies, wie Simroth schon selbst und vor allem die neuesten Untersuchungen von Rosenwald s. S. 1114) zeigen, nur ein vorübergehendes Stadium; auch hier ist das Endziel der Entwicklung Hermaphroditismus.

Die Entwicklung von Eiern und Spermien erfolgt in der gleichen Genitaldrüse (Zwitterdrüse) und zwar derart, daß jeder Acinus beiderlei

*) „0 : +“ bedeutet, daß links noch keine Regeneration erfolgt ist, während diese rechts schon eingesetzt hat.

**) Das Verhältnis der Augengrößen ist zwar 1 : 1, jedoch ist das rechte Auge weiter ausgebildet (schon mit Pigment) als das der linken Seite (noch ohne Pigment).

Zellen enthält. Eine Ausnahme hiervon macht nur *Siphonaria*, die nach Haller (814) teils rein weibliche, teils rein männliche Acini in der Zwitterdrüse aufweist. Bei *Siphonaria algesirae* fand Pelseneer*) die weiblichen Acini peripher, die männlichen zentral, also ein Verhalten, wie es *Onchidiopsis* aufweist.

2. Bildung der Zeugungsstoffe.

Was die Bildung der Zeugungsstoffe anlangt, so kann ich auf Simroth's Darstellung (s. S. 644 f.) verweisen, wo bereits alles wesentliche angegeben ist. Hier sei nur auf die Bedeutung der Basalzellen eingegangen, die Merton's neueste Untersuchung**) in einem ganz neuen Lichte erscheinen läßt. Ihre Bedeutung als Nährzelle war schon immer bekannt. Nun stellte Merton fest, daß diese Zellen bei *Planorbis*, *Lymnaea*, *Helix*, *Buliminus*, *Limax* und *Succinea*, also wohl bei allen Pulmonaten befähigt sind, amöboide Bewegungen auszuführen, an denen aber nur das homogene Ektoplasma beteiligt ist. So konnte Merton vor allem an älteren Basalzellen Phagocytose öfter beobachten. Da auch junge Eizellen solche amöboide Bewegungen ausführen, so kann darin ein erneuter Beweis erblickt werden für die ursprüngliche Gleichheit (als indifferente Keimzellen) von Ei- und Nährzellen.

Fig. 497.

Kinoplasmakugel auf ihrer Wanderung das Spermium entlang, in der Bewegungsrichtung einen manschettenförmigen Fortsatz bildend. — Nach Merton.

Fast wichtiger aber erscheint die zweite Funktion der Basalzellen. Ihr Entoplasma teilt sich in soviel „Kinoplasmakugeln", als außen Spermien der Zelle aufsitzen. Ist dann die Spermiohistogenese nahezu beendet, so treten diese Kinoplasmakugeln an die Oberfläche der Basalzellen, und nun gleitet an jedem Spermatozoon eine Kinoplasmakugel entlang (Fig. 497). Merton nimmt nun an, daß die Samenfäden hierdurch einen Überzug erhalten, der sie erst zu ihren lebhaften Bewegungen befähigt. Er konnte an isolierten Spermien, bei denen die Kinoplasmakugel noch seitlich am Kopf saß, nur einfache, rotierende Bewegungen beobachten, wobei der Samenfaden ganz steif blieb, während die reifen Spermatozoen, bei denen die Wanderung der Kinoplasmakugeln beendet war, stark schlängelnde Bewegungen aufwiesen.

3. Chromosomenzahlen.

Die Untersuchungen über die Spermiogenese, besonders die späteren, haben wiederholt auch die Anzahl der Chromosomen festzustellen gesucht. Es werden angegeben:

Limax cinereoniger 16 (8) Rath (1903);
Agriolimax agrestis 16 (8) Rath (1903), Platner (1896—1899);

*) Pelseneer, P., Hermaphroditism in Mollusca. — Quart. J. Micr. Sc., XXXVII, 1895 (Lit.-Verz. 2777).

**) Merton. H., Lebenduntersuchungen an den Zwitterdrüsen der Lungenschnecken. — Zeitschr. Zell. Gew. Lehre, I, 1925 (Lit.-Verz. 2778).

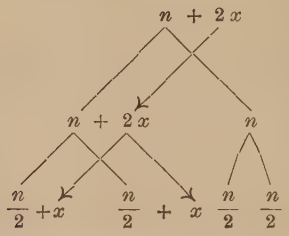
Helix pomatia	24 (12)	Platner (1896—1899), Zimmermann (1912);
Helix pomatia	48 (24)	Godlewski (1883), Bolles Lee (1874, 1876), der aber keine numerische Reduktion konstatieren konnte, Murray (1893), Rath (1903), Ancel (1868), Provazek (1902), Tschassownikow (1908), Demoll (2555); Die abweichenden Angaben bei *Helix pomatia* beruhen darauf, daß bereits am Ende der Spermatogonienteilungen eine Scheinreduktion der Chromosomen einsetzt, derart, daß je zwei Chromosomen miteinander locker vereinigt sind. Aber noch in Pro- und Metaphase der letzten Spermatogonienteilung konnte Demoll 48 Chromosomen zählen.
Cepaea nemoralis	48 (24)	Kleinert (2559), aber 44 (22) Baltzer (2551);
Cepaea hortensis	48 (24)	Baltzer's Zählungen scheinen doch wohl die richtigeren zu sein.
Cepaea austriaca	50 (25)	Baltzer (2551);
Arianta arbustorum	48 (24)	Buresch (1878), Soós (1906).

Soós hatte nun bei *Arianta* 2 sehr kleine Chromosomen beobachtet, die einem kleinen unpaaren, schon in der Prophase kenntlichen Chromosom entstammen. Er hält sie für Heterochromosomen. Bei *Helix pomatia* konnte solche weder Kleinert noch Demoll auffinden; wohl aber zeigten sich bei *Cepaea nemoralis* und *C. hortensis* nach Kleinert zwei, die übrigen an Länge weit überragende Chromosomen. In keinem der beiden Fälle kann es sich aber um ein Heterochromosom handeln, wie es Demoll (2555) für *Helix pomatia* auffand. Er bemerkte mit ziemlicher Regelmäßigkeit während der ersten Teilung in der Einordnung einer Tetrade eine Unregelmäßigkeit, eine Tetrade, die abseits lag und nur mit dem Fasern eines Poles in Verbindung trat (Fig. 498). In der zweiten Spermatocytenteilung war dieses Heterochromosom nicht mehr nachzuweisen; doch ist mit Bestimmtheit anzunehmen, daß es nicht zugrunde geht. Eine ähnliche Erscheinung hatte schon Soós beobachtet; aber er glaubte diesen abseits liegenden „chromosomenartigen Körper" als Nukleolus ansehen zu sollen. Demoll erblickt auch darin das für *Helix* gefundene Heterochromosom. Er schließt nun weiter aus der Tatsache,

Fig. 498.

Helix pomatia. Erste Reifeteilung mit Heterochromosom (*x*). — Nach Demoll.

daß dieses Heterochromosom als Doppelchromosom nur einer Tochterzelle zukommt, daß jeweils nur die Hälfte aller Spermien befruchtungsfähig sind, nämlich die, die das Heterochromosom enthalten. In jedem anderen Falle mußte, falls die Individualität der Chromosomen richtig ist, entweder eine dauernde Abnahme der Chromosomen statthaben, oder aber die Urkeimzellen mußten n + 1 Chromosomen besitzen, was sich wieder in der Spermatogenese bemerkbar machen mußte. Der Aufteilungsmodus wäre dann, wie folgt:



Auf die Bedeutung dieses Heterochromosoms geht Demoll ebenfalls, wenn auch nur andeutungsweise, ein. Es handele sich um ein „Geschlechtschromosom". Das wirkt befremdend, weil ja bei *Helix* als Zwitter kein Geschlecht zu bestimmen ist. Demoll aber geht von anderweitig gemachten Feststellungen aus (z. B. Schleip für *Rhabditis nigrovenosa*), daß ein Zwitter ein weibliches Soma haben müsse. Da nun auch Hescheler die zwittrigen Gastropoden als Weibchen mit gemischten Keimdrüsen ansieht, so kommt Demoll zu dem Schluß: jeder *Helix*-Embryo enthält zwei Heterochromosomen. Diese Zahl bedingt ein weibliches Soma. Die Zwitterdrüse verdankt ihre Entstehung einem gemischten Nebenkern. Wodurch diese Mischung aber entsteht, ist noch nicht zu sagen.

Recht unsicher ist auch noch die Kenntnis, welche der beiden Reifeteilungen die Reduktion einschließt. Während Kleinert zu der Ansicht kommt, daß diese in der zweiten Teilung geschehe, nimmt Baltzer vielmehr die erste dafür in Anspruch. So kommt Demoll zu dem Schluß, daß man überhaupt kaum von einer Reduktion der Chromosomen reden könne, sondern nur von einer Reduktion der Chromosomenpartikel.

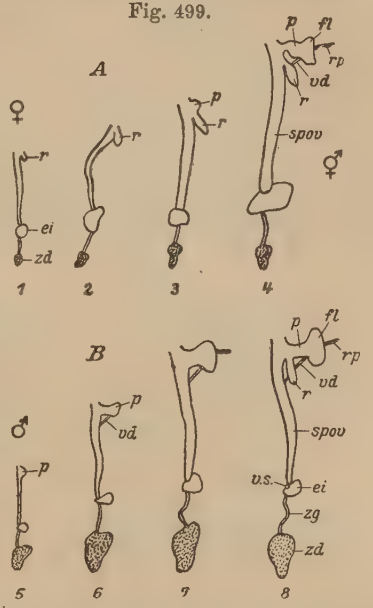
4. Zeitliche Folge der Bildung der Zeugungsstoffe.

Wenn wir auch bei erwachsenen Tieren in der Zwitterdrüse stets männliche und weibliche Geschlechtsprodukte nebeneinander vorfinden, so ist ihre Bildung doch nicht in allen Stadien die gleiche. Im allgemeinen beginnen in der jungen Keimdrüse sich zuerst die Spermatogonien aus dem Ephitel zu lösen, und die Spermien sind früher reif als die Eier und werden längere Zeit vor der Eiablage übertragen, d. h. die Mehrzahl der Pulmonaten ist protandrisch. Dies gilt in Sonderheit für die Basommatophoren, bei denen das als Männchen fungierende Tier in der Regel auch das kleinere ist. Bei den Stylommatophoren freilich macht

sich derartiges nicht geltend, und die Tiere sind nur insofern protandrisch, als die Spermien früher fertig entwickelt sind als die Eier. Hier ist nun Rieper's Feststellung (1904) einer auch bei der Begattung kenntlichen Protandrie bei *Succinea putris* interessant. Während der Begattung ist nämlich das eine Tier mehr aktiv, das andere mehr passiv. Zwar werden die Penes gegenseitig in die Vulven eingeführt, aber der des passiven Partners wird früher zurückgezogen, und häufig, vielleicht sogar immer, ist nur in der passiven Schnecke übertragenes Sperma zu finden. Dazu kommt, daß ausnahmslos der aktive Partner kleiner ist als der passive. Hier haben wir also einen typischen Übergang von den Basommatophoren zu den Stylommatophoren. Genau genommen ist bei keinem Pulmonaten eine echte Protandrie vorhanden, insofern die Keimdrüse nicht erst nur männliche, dann nur weibliche Geschlechtszellen entwickelt. Nach Buresch (1878) aber wäre *Arianta arbustorum* und *Arion empiricorum* in den letzten Stadien rein weiblich, d. h. vor der Eiablage degeneriere nicht nur das Keimepithel, sondern auch die Spermatogonien und Spermatocyten. Künkel (2119) konnte dies, wenigstens für *Arion* bestimmt, nicht bestätigen; auch nach der ersten Eiablage werden noch weitere Geschlechtselemente gebildet, und eine Degeneration setzt erst gegen Ende der Legeperiode überhaupt ein.

Neben der Protandrie findet sich in ganz wenig Fällen auch Proterogynie. Nach Babor (1870) soll bei *Limax maximus* die Zwitterdrüse anfangs nur weiblich, dann zwittrig, dann männlich, dann wieder zwittrig und schließlich wieder weiblich sein. Weder Ancel (1869) noch Hoffmann (2558) konnten feststellen, daß die Eier zuerst gebildet wurden, vielmehr lösen sich auch hier zunächst die Spermatogonien los. So ist also zu vermuten, daß sich *Limax* nicht anders als die übrigen Stylommatophoren verhält und höchstens gegen Ende der Legeperioden „rein

Fig. 499.



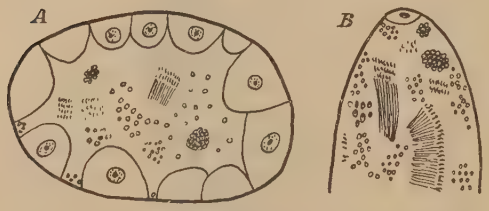
Agriolimax laevis. Geschlechtsapparate *A*) mit anfänglich weiblicher, *B*) mit anfänglich männlicher Entwicklung. Körperlänge und Alter der Tiere:

1. 11 mm 15 Tage	2. 14 mm 25 Tage	3. 16 mm 35 Tage
4. 20 mm 55 Tage	5. 10 mm 20 Tage	6. 13 mm 30 Tage
7. 15 mm 55 Tage	8. 20 mm 60 Tage	

ei Eiweißdrüse; *fl* Flagellum; *p* Penis; *r* Receptaculum seminis; *rp* Retractor penis; *spov* Spermovidukt; *vd* Vas deferens; *zd* Zwitterdrüse; *zg* Zwittergang. Nach Rosenwald.

weiblich“ wird, ähnlich wie es Buresch angibt. Anders steht es aber dann mit *Agriolimax laevis* und *Malacolimax tenellus*. Schon Simroth (99) hatte rein weibliche Exemplare von *Agriolimax* beschrieben und sie als Jugendzustände erkannt. Später hat Babor (668, 1870) dann den Geschlechtszyklus untersucht und folgende Reihe aufgestellt: ♀ → ☿ → ♂; er gibt an, im Frühjahr die jungen, weiblichen Tiere, im Sommer die Zwitter, im Herbst diese „alten Männchen“ gefunden zu haben. Daß es sich nun bei dieser Proterogynie nicht um eine stets wiederkehrende Erscheinung handelt, zeigte ganz kürzlich Rosenwald*). Er stellte fest, daß *Agriolimax laevis* normalerweise zunächst die weiblichen Charaktere ausbildet, dann die männlichen (Fig. 499 A), daß aber, wenn zu Beginn der Entwicklung das Tier in trockener Umgebung war, zunächst die männlichen, dann erst die weiblichen Merkmale ausgebildet werden (Fig. 499 B).

Fig. 500.



Agriolimax laevis. Schnitt durch eine *A*) überwiegend weibliche, *B*) überwiegend männliche Keimdrüse. — Nach Rosenwald.

In jedem Falle aber ist das Ziel der Entwicklung ein typisch zwittriger Genitalapparat. Ganz ebenso verhält sich die Zwitterdrüse, die normalerweise zunächst vorwiegend Eier ausbildet (Fig. 500 A), in trocknerer Umgebung überwiegend Spermien (Fig. 500 B). Die von Babor beschriebenen „alten Männchen“ deutet Rosenwald als junge Tiere, deren Wohnort in besonders warmen Herbst trockner war als gewöhnlich und die daher die männliche Entwicklungsrichtung eingeschlagen hatten.

5. Physiologie der Spermien.

Platner (2779a**) gibt an, daß die Bewegung der dem Zwittergang entnommenen Spermatozoen verschiedener Arten (*Helix pomatia*, *Arianta arbustorum*, *Cepaea nemoralis*, *C. hortensis*, *Eulota fruticum*, *Xerophila ericetorum*, *Chilotrema lapicida*, *Clausilia similis*, *Lymnaea* spec., *Succinea putris*, *Planorbis* spec., *Arion empiricorum*, *Agriolimax agrestis*, *Limax maximus*) eine mehr oder minder rasche Rotation um die Längsachse sei. Auch sei diese Bewegung keine ganz gleichmäßige, sondern wechsele mit Ruhepausen, ja, bisweilen auch mit Rückwärtsbewegungen. Neben einer solchen Rotation um die Längsachse fand dann später Künkel (2119) noch oszillierende und schlängelnde Bewegung, letztere als die gewöhnliche.

*) Rosenwald, K., Beeinflussung des Geschlechtswechsels von *Limax laevis* Zeitschr. Ind. Abst. Vererbg. Lehre, XXXXIII, 1926 (Lit.-Verz. 2779).

**) Platner, G., Die Struktur und Bewegung der Samenfäden bei den einheimischen Lungenschnecken. — Diss. Göttingen, 1885 (Lit.-Verz. 2779a).

Auch Merton (2778) stellte eine solche fest, aber, wie oben gesagt (S. 1110), erst, nachdem die Basalzellenkugel am ganzen Spermium entlanggeglitten ist. Vorher beobachtete er höchstens eine einfach rotierende Bewegung, wobei der Samenfaden ganz steif blieb. Damit stimmt auch Künkel's Angabe überein, nach der eine aktive Bewegung an den der Zwitterdrüse entnommenen Spermatozoen in der Regel nicht wahrzunehmen war, wohl aber an jenen, die dem Zwittergang oder dem Penis entstammten.

Eine Ausnahme hiervon machen nun nach Künkel entgegen Platner's Angaben die *Arion*-Arten, an deren Samenfäden niemals eine aktive Bewegung wahrgenommen werden konnte, mochten sie aus der Zwitterdrüse stammen, oder aus dem Zwittergang oder dem Vas deferens und Epiphallus nach Beendigung des Vorspieles zur Kopula bzw. nach der Ausstülpung der Atria, oder aus der Spermatophore. Auch nach Zusatz von Reagentien (z. B. Methylorange), auf die etwa Spermien von *Limax* lebhaft reagieren, blieb eine Bewegung aus.

Fig. 501.

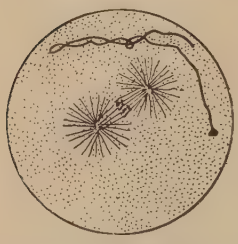
Arion empiricorum. Spermatozoen nach Zugabe von Wasser. — Nach Künkel.

Bei Zusatz von Wasser rollten sich alle Samenfäden, auch die der *Arion*-Arten, vom Schwanzende her in mehreren Umgängen sehr rasch ein, rollten sich aber ruckweise, den Kopf voran, wieder auf, sobald sich das zugesetzte Wasser mit der beigegebenen Körperflüssigkeit vermischt hatte (Fig. 501).

Von besonderem Interesse sind aber dann weitere Feststellungen Künkel's, die die Vermutung sehr nahe legen, daß die Spermatozoen, solange sie nicht in das begattete Tier übertragen, oder allgemeiner, solange sie nicht in das Receptaculum seminis gelangt sind, gar nicht befruchtungsfähig sind. Die Tatsache der absoluten Bewegungslosigkeit des Schwanzfadens bei *Arion*-Arten ließ den Schluß zu, daß der Schwanzfaden für das Eindringen des Spermiums in die Eizelle nicht von Bedeutung sein könne, es sei denn, er erführe im Receptaculum eine Umbildung wodurch er zu aktiver Bewegung befähigt würde. Künkel konnte nun feststellen, daß der Schwanzfaden mitsamt dem Achsenfaden bei *Arion*- und *Limax*-Arten bald nach der Übertragung des Samenfadens in das Receptaculum aufgelöst wird. Erst damit werden, so schließt Künkel weiter, die Spermatozoen befruchtungsfähig. Eine Stütze für diese Annahme erblickt er darin, daß andernfalls eine Begattung überflüssig sein müßte, denn zur Zeit der Eiablage sind Zwittergang und Divertikel (= Befruchtungstasche) noch mit den selbstproduzierten, geschwänzten Spermatozoen erfüllt; noch ehe das fremde Sperma sich in die Eizelle einbohren könnte, wäre eigenes eingedrungen". Noch beweisender aber war die Feststellung einer Selbstbefruchtung bei *Arion* und *Limax*. Gelangt bei isoliert gehaltenen Tieren eigenes Sperma in das eigene Receptaculum,

so erfährt es dort die gleiche Auflösung der Schwanzfäden wie das bei der Kopulation übertragene fremde Sperma, d. h. es wird damit zur Befruchtung fähig und es kann Selbstbefruchtung stattfinden.

Fig 502.



Physa fontinalis. Befruchtetes Ei. — Nach Kostanecki u. Wierzejski.

Freilich nicht überall wird im Receptaculum der Schwanzfaden aufgelöst. So dringt z. B. bei *Physa fontinalis* nach Kostanecki u. Wierzejski (2779b*) bei der Befruchtung der gesamte Schwanzfaden in das Ei (Fig. 502). Gleichwohl besteht aber durchaus die Möglichkeit daß das Spermatozoon im Receptaculum erst befruchtungsfähig wird.

Auf welche Weise nun die Spermien, seien es die geschwänzten (*Helix*, *Physa*), seien es die ungeschwänzten und bewegungslosen (*Arion*, *Limax*), ihren Weg zur Befruchtungstasche bzw. dem Ort der Befruchtung und ins Ei finden, bleibt noch unbekannt. Wir müssen doch wohl taktische Wirkung annehmen, wobei aber unsicher bleibt, ob Rheo-, Thigmo- oder Chemotaxis oder mehrere gleichzeitig wirken.

6. Bedingungen der Geschlechtstätigkeit.

Wir können wohl bei den Pulmonaten ebenso wie bei allen anderen Lebewesen für die Geschlechtstätigkeit sowohl innere wie äußere Bedingungen annehmen.

a) die inneren Bedingungen.

Die selbstverständliche und erste Vorbedingung der sexuellen Funktion ist der Entwicklungsgrad des Genitalapparates. Als zweite Bedingung kommt dazu das Alter des Individuums. Wie schon oben (S. 1101) erwähnt wurde, fällt bei den stylommatophoren Gehäuseschnecken der Eintritt der Geschlechtsreife zusammen mit dem Abschluß der somatischen Entwicklung. Anders aber bei den Nacktschnecken *Limax*, *Agriolimax*, *Arion* (mit Ausnahme von *Arion empiricorum*) und *Amalia* sowie bei den basommatophoren Lymnaeen (vielleicht bei allen Basommatophoren) [Künkel 2119] und bei *Succinea* (Rieper, 1904), wo die Geschlechtsreife vor beendetem Wachstum eintritt. Gleichwohl kann man ein solches Verhalten schwerlich als Neotenie bezeichnen. Zweifelhaft aber ist eine Entscheidung bei einigen kaukasischen Daudebardien, bei denen nach Wagner (2630) die Fortpflanzung in die Jugendzeit fällt. Die meisten Tiere sterben dann ab. Manche aber wachsen weiter, doch ihre Genitalien werden ganz rudimentär und der Genitalporus ist von außen nicht mehr zu sehen. Hier scheint tatsächlich eine Art Neotenie vorzuliegen. Oder sollte es sich um eine Art Dissogonie handeln? Die Reduktion des Genitalapparates spricht eher für die letztere

*) Kostanecki, K. u. Wierzejski, A., Über das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanz im befruchteten Ei (*Physa fontinalis*). — Arch. Mikr. Anat., XLVII, 1896 (Lit.-Verz. 2779b).

Auffassung. Unbekannt bleibt nur, ob später wieder eine erneute Ausbildung des Genitalsystems erfolgt. Hier sind neue Untersuchungen sehr erwünscht.

Genaue Feststellungen des Alters beim Eintritt der Geschlechtsreife hat wohl nur Künkel gemacht (2119). Entgegen der Annahme Schairo's (596), daß alle Nacktschnecken im ersten Lebensjahr fortpflanzungsfähig würden, fand Künkel, daß einige *Limax*-Arten erst im zweiten Lebensjahr geschlechtsreif werden. Bei den Gehäuseschnecken tritt die Geschlechtsreife teils im ersten und zweiten, teils im dritten und vierten Lebensjahr ein. Im einzelnen fand Künkel:

Es waren geschlechtsreif mit einem Alter von:

4	bis	7	Monaten:		*Arion hortensis*
$4^1/_2$	„	6	„	:	*Agriolimax agrestis*
6	„	$9^1/_2$	„	:	*Amalia marginata*
7	„	9	„	:	*Limax tenellus*
7	„	$9^1/_2$	„	:	*Arion minimus*
8	„	9	„	:	*Arion bourguignati*
8	„	9	„	:	*Arion simrothi*
$8^1/_2$	„	9	„	:	*Arion subfuscus*
$8^1/_2$	„	10	„	:	*Arion empiricorum*
9	„	11	„	:	*Limax variegatus*
$1^1/_2$	bis	$1^3/_4$	Jahren:		*Limax arborum*
$1^1/_2$	„	$1^3/_4$	„	:	*Limax cinereoniger*
$1^1/_2$	„	$1^3/_4$	„	:	*Limax cinereus*
1	„	$1^3/_4$	„	:	*Campylaea cingulata**)
1	„	$1^3/_4$	„	:	*Arianta arbustorum**)
$2^3/_4$	„	$3^3/_4$	„	:	*Helix pomatia.*

Lymnaea stagnalis wurde gegen Ende des ersten Jahres, wo sie etwa zur Hälfte erwachsen war, geschlechtsreif (2117). Die in obiger Tabelle ziemlich beträchtlichen Differenzen in den Zeiten sind bewirkt durch

b) äußere Bedingungen.

Die Schnecken schlüpfen ja zu verschiedenen Jahreszeiten aus und wachsen deshalb unter mehr oder weniger günstigen Lebensbedingungen auf*). So hatten *Arion hortensis*, die Ende März schlüpften, ihre Entwicklung also in der wärmeren Jahreszeit durchmachten, schon mit 4 Monaten die Geschlechtsreife erreicht, während andere, die Ende Oktober die Eihülle verließen, erst mit 7 Monaten geschlechtsreif wurden. Günstigere Lebensbedingungen (Nahrung, Temperatur, Feuchtigkeit) fördern also nicht nur das Wachstum (s. S. 1102, 1108), sondern auch die Geschlechtsreife.

*) *Campylaea* und *Arianta*, die im Juni ausschlüpften und stets im Keller gehalten wurden, waren schon im Alter von 11—12 Monaten geschlechtsreif, während gleichzeitig geschlüpfte aber unter ungünstigeren Bedingungen oder im Freien gehaltene Tiere erst mit $1^3/_4$ Jahren geschlechtsreif wurden.

7. Begattung.

a) Art der Samenübertragung.

Unter den Pulmonaten kennen wir keinen Fall, wo Sperma und Eier einfach nach außen (ins Wasser) abgestoßen werden, um dort zur Befruchtung zu gelangen. Stets haben wir eine innere Befruchtung und die Übertragung des Samens geschieht durch echte Begattungsorgane, die allerdings in einigen Fällen relativ primitiv sein können (z. B. *Arion*). Aber auch dann liegen echte Begattungsorgane vor, keine Gonopodien oder Mixipodien.

In der Art, wie nun das Sperma durch die Begattungsglieder übertragen wird, lassen sich zwei Formen unterscheiden:

1. Das Sperma wird frei oder höchstens mit einer Schleimhülle umgeben übertragen;

2. Das Sperma wird in einer besonderen Kapsel, der Spermatophore, übertragen, die von bestimmten Teilen des männlichen Ausführganges, dem Epiphallus und seinen Anhangsdrüsen, gebildet wird.

Wir sind noch weit davon entfernt, die Art der Übertragung von allen Arten oder Familien zu kennen, doch gibt uns Simroth's Einteilung (S. 622) ein ungefähres Bild. Hiernach sind:

1. Formen mit freier Spermaübertragung

Basommatophoren, mit Ausnahme von *Siphonaria*,
Soleoliferen (Oncidiiden, Rathouisiiden, Vaginuliden),
Janelliden und Succineen,
der größte Teil der Limaciden (die *Anepiphalloidea*),
die Gattungen der kleinsten Hyaliniden;

dazu als zweifelhaft

Achatinen und viele deren Verwandten,
Endodontiden,
einige Arioniden (*Oopelta, Philomycus*),
einige Raublungenschnecken.

2. Formen mit Spermatophore.

So weit bekannt alle übrigen, doch ist dabei häufig lediglich aus dem Vorhandensein eines Epiphallus auf die Bildung einer Spermatophore geschlossen worden.

b) der Begattungsakt.

Die Zwitternatur der Pulmonaten bringt es mit sich, daß jedes Tier sowohl als Männchen wie als Weibchen fungieren kann. Aber nicht in allen Fällen erfolgt die Begattung gleichzeitig gegenseitig. Unter den

Basommatophoren

vollzieht sich bei *Ancylus* und *Lymnaea* die Kopula derart, daß von zwei sich paarenden Tieren das eine ausschließlich als Männchen, das andere als Weibchen agiert. Treffen sich zwei begattungslustige Tiere, so kriecht

as eine, das, wie schon oben (S. 1112) erwähnt, oft das kleinere ist, auf as andere, streckt den Penis hervor und führt ihn in die Vulva des unter ihm sitzenden Partners ein, der meist ruhig weiter kriecht und frißt. Das obere Tier, das zugleich auch das aktive ist, fungiert also nur als Männchen, das untere, passive nur als Weibchen (XXV, 12). Auf ein so kopulierendes Paar kann, allerdings relativ selten und bisher wohl nur bei *Lymnaea* beobachtet (Klotz, 1193), ein weiteres, auch ein viertes oder gar ein fünftes kriechen, das dann jeweils das unter ihm befindliche Tier als Weibchen benutzt. So entstehen Ketten, in denen das unterste Individuum sich rein weiblich, das oberste rein männlich verhält, während die Mittelglieder beide Funktionen zugleich ausüben. Das gleiche Tier, das in dem einen Falle nur als Männchen agiert, kann unter Umständen kurz darauf mit einem anderen Partner als weiblicher Teil auftreten. Bemerkenswert ist, das *Lymnaea*, nach Rieper (1904), niemals auf dem Boden kopuliert, sondern stets an den Stengeln der Wasserpflanzen bzw. an den Wänden des Aquariums. Als Erklärung gibt Rieper an, daß der Sand oder Schlamm des Bodens nicht genügend Sicherheit für einen festen Halt biete, da er leicht fortgeschwemmt werden könne.

Wir dürfen vermuten, daß in der für *Lymnaea* und *Ancylus* angegebenen Weise bei sehr vielen Basommatophoren die Kopula verläuft, daß sie also einseitig ist. Für Planorben aber dürfte eine gleichzeitige, gegenseitige Begattung die Regel sein. Irgendwelche Vorspiele zur Begattung (Liebesspiele) oder auch Nachspiele, wie man solche bei Stylommatophoren findet, scheinen aber stets zu fehlen.

Über den Begattungsakt der

Soleoliferen

wissen wir fast nichts. Lediglich für *Oncidiella celtica* gibt Joyeux-Laffuie (1191) an, daß die Kopulation gleichzeitig gegenseitig sei. Der Besitz von Penisdrüsen mit Stacheln oder Papillen, wohl besser allgemein: der Besitz von Reizkörpern, legt aber die Vermutung nahe, daß der Kopula ein Vorspiel voraufgeht.

Wenden wir uns dann den

Stylommatophoren

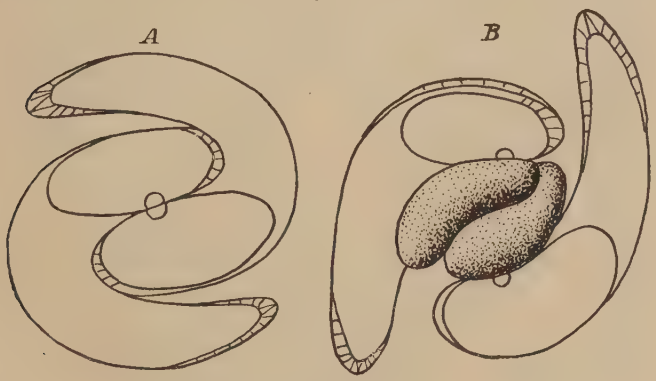
zu, so finden wir nur einige wenige Arten hinsichtlich ihrer Begattung geprüft, diese aber um so genauer, so daß mancherlei Schlüsse gezogen werden können auf das Verhalten von Tieren mit analog gebautem Genitalapparat. An den Anfang dieser Betrachtungen müssen wir die Begattung bei *Succinea putris* nach Rieper (1904) stellen, da sie gleichsam einen Übergang von den Basommatophoren zu den Stylommatophoren bildet. Trifft eine begattungslustige Schnecke eine andere, so beginnt sie in der Regel sofort mit Begattungsversuchen, gleichgültig ob der Partner willfährig ist oder nicht. Letzterer repräsentiert den mehr passiven Teil, der sehr oft erst durch die aktive Schnecke zur Kopulation angereizt wird. ...

Das aktive Tier kommt von hinten an die rechte Seite des ... passiven Tieres, bis die Köpfe beider Schnecken dicht nebeneinanderliegen.“ Beide Tiere machen dann mit den „Oberkörpern“ eine leichte Drehung, das eine nach rechts, das andere nach links. Dann liegt der vorderste Fußteil der aktiven Schnecke seitlich auf dem Hals des Partners. „Plötzlich quellen dann die Geschlechtskloaken beider Tiere durch hineinströmendes Blut mächtig auf, werden vorgestülpt und gegeneinandergepreßt. Von da ab verhalten sich die Tiere völlig ruhig. Der ganze Vorgang bis hierher dauert etwa 5—10 Minuten.“ Gleichzeitig mit dem Vorstülpen und Aneinanderpressen der Genitalöffnungen erfolgt die Penisausstülpung und eine -einführung in den Partner. Während nun der Penis des aktiven Tieres so fest in der Vulva des passiven Individuums sitzt, daß er in keiner Weise ohne Verletzung oder Abreißen herausgezogen werden kann, ist der Penis des passiven Tieres in der Regel nicht vollständig ausgestülpt und läßt sich, wenn auch hier schwer, so doch ohne Verletzung herausziehen. In dieser Begattungsstellung verharren die Tiere, für äußere Reize völlig unempfindlich, etwa 8 ($6^1/_2$ bis 10) Stunden; dann beginnt sich die Begattungsstarre zu lösen, ein sicheres Anzeichen der bevorstehenden Trennung. „In der Regel ist es der passive Teil, der zuerst auf eine Trennung hinarbeitet. Er äußert das durch öfteres Einziehen des Kopfes..... Solche Lösungsversuche können mitunter 1—2 Stunden dauern, denn nicht immer zeigt sich das aktive Tier so schnell zur Trennung bereit..... Die definitive Lösung .... geht glatt vonstatten, ohne daß .... die beiden Penes zu sehen wären.“

Der wesentlichste Unterschied gegenüber den anderen Stylommatophoren ist also bei *Succinea* das Fehlen eines Vorspieles. Freilich gegebenenfalls kann man auch hier Bewegungen beobachten, die in gewissem Sinne als Vorspiel anzusehen sind, insofern das Vorspiel eben Mittel zur Erregung des Partners ist. Zeigt sich nämlich die passive Schnecke nicht begattungslustig, dann „kriecht das aktive Tier über den Kopf auf die linke Seite seines Partners, an dieser entlang nach hinten und wieder auf die rechte Seite, bis es schließlich die alte Lage wieder einnimmt. Dieses Herumwandern um den Körper der passiven Schnecke kann sich mehrere Male wiederholen. Meist wird diese dann so weit erregt, daß sie sich zur Begattung bereit zeigt.“ Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß die Begattung zwar gegenseitig ist, daß aber nur eine einseitige Spermaübertragung stattfindet. Abgesehen von der weniger festen Verankerung des Penis im aktiven Partner fand Rieper wiederholt nach der Trennung das Recaptaculum des aktiven Tieres völlig leer, während das des passiven Tieres prall mit Sperma gefüllt war. Als drittes kommt hinzu, daß das aktive Tier in der Regel das kleinere der beiden Individuen war; selten waren beide gleich groß und nur ganz ausnahmsweise einmal das passive Tier kleiner. Alles spricht dafür, daß also nur eine einseitige Übertragung, in gewissem Sinne also nur eine einseitige Begattung stattfindet.

Anders verhalten sich dann die übrigen Stylommatophoren, so weit Beobachtungen vorliegen. Hier müssen wir von den auch morphologisch einfacheren Verhältnissen bei *Arion* ausgehen. Die genaueste Beschreibung macht Künkel (2117, 2119) (vgl. auch S. 528). Es lassen sich zwei Phasen unterscheiden: 1. das Vorspiel (15 bis 20 Minuten), 2. die geschlechtliche Vereinigung (2 bis $2^1/_2$ Stunden). Zwischen beiden Phasen eine Ruhepause von fünf Minuten. Bei der Begattung legen sich die beiden Tiere, nach einem Vorspiel unter kreisenden Bewegungen und gegenseitigem Belecken der Schwanzdrüsen, mit der rechten Seite ihrer Vorderkörper aneinander (Fig. 503 A). Nach der kurzen Ruhepause quellen plötzlich und gleichzeitig die Atrien beider Schnecken als voluminöse, weißliche Massen hervor und pressen sich fest aufeinander (Fig, 503 B). Die Begattung ist gegenseitig. Die kurze, konische Penispapille von

Fig. 503.

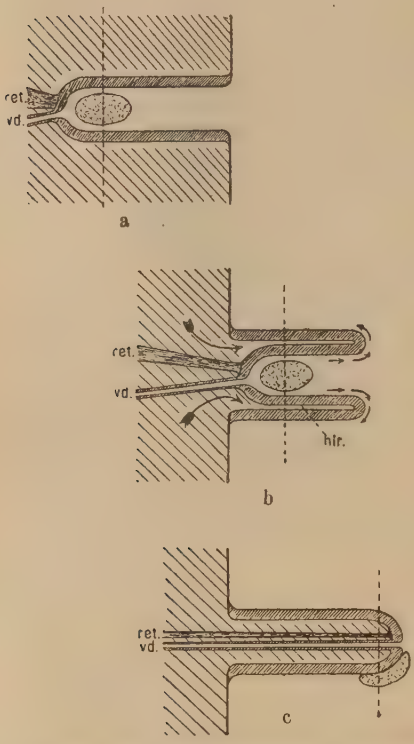


Arion empiricorum. *A* nach vollendetem Vorspiel; *B* in geschlechtlicher Vereinigung. Nach Künkel.

Tier A trifft genau auf die Receptaculummündung von Tier B und umgekehrt. Gegen das Ende der Paarung zu beginnen die vorgestülpten Atria abzuschwellen, um schließlich ziemlich plötzlich in den Körper eingezogen zu werden. Unmittelbar darauf kriechen die beiden Tiere davon, ohne sich weiter umeinander zu kümmern. „Nur ein einziges Mal," beobachtete Künkel, „wie der eine Partner den anderen auch nach der Kopula noch kurze Zeit beleckte." Das Vorspiel ist hier also relativ kurz und einfach, wenigstens im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Helix*, und ein Nachspiel fehlt. Über die Bildung der Spermatophore berichtet Künkel weiter: „Schon beim Vorspiel zur Kopula wird ein Teil der im Zwittergang aufgestapelten Spermatozoen dem Vas deferens und Epiphallus zugeführt; die Hauptmasse aber wird erst bei der Ausstülpung der Atria .... dahin geleitet. Gleichzeitig treten dann auch die Epiphallusdrüsen in Tätigkeit, und schon 20 Minuten nach der geschlechtlichen Vereinigung ist die Spermatophore gebildet."

Die Begattung bei *Limax cinereoniger* hat Fischer (2006) genau untersucht. Er trennt folgende Phasen 1. Vorspiel, 2. Liebesspiel, 3. Begattungsakt, 4. Ende des Begattungsaktes. Während des Vorspiels kriechen die begattungslustigen Schnecken zunächst lange, oft zwei Stunden und länger, hintereinander her, stets das eine mit dem Kopfteil unmittelbar am Schwanzende des anderen. Haben die Tiere dann endlich einen Platz gefunden, der an einem Ast oder sonst an einem erhöhten Punkte gelegen für die Kopulation günstig ist, so beginnen sie mit dem ebenfalls oft sehr lange dauernden Liebesspiel. Dabei kriechen die Partner dicht Körper an Körper gedrängt aneinander vorbei, drehen sich, heben die Vorderkörper und betasten einander mit den Fühlern. Dabei belecken sie sich unaufhörlich und verzehren den Schleim des Partners. Die Erregung beider Schnecken steigt mehr und mehr; sie umkreisen sich dann in einer gekrümmten, auf der rechten Seite konkaven Haltung. Während dieses Liebesspieles gelangen die Tiere in immer zweckmäßigere Stellung an der Unterseite des Astes und nun beginnen die ersten Umschlingungen, der Anfang des Begattungsaktes. Die Partner winden sich immer enger in Form einer Spirale umeinander. „Etwa $^1/_2$ Minute nach völliger Umschlingung der Körper treten unter heftigster, krampfartiger Bewegung der Köpfe die Penes zuerst etwa $^1/_2$ cm hervor, um dann auf einmal mit voller Gewalt als zwei senkrecht nach unten hängende korkzieherartige, prallgefüllte Schläuche hervorzuschießen.“ Wie zuvor die Körper, schlingen sich nun auch die Penes in zahlreichen, engen Windungen spiralig umeinander. Während dieser Umschlingung erfolgt der Austausch der Spermamassen, die beim Ausstülpen der Penes an dessen Spitze gelangt sind (Fig. 504). Das Spermapaket liegt hier dem Hautkamm des Penis an, der es dann einem von klebrigem Sekret überzogenen Felde des Penisschlauches des Partners andrückt, wo es festgehalten wird (Fig. 505). Diese Übertragung erfolgt auch hier wechselseitig. Nunmehr beginnen die Penis-

Fig. 504.



Schema der Penisvorstülpung bei *Limax cinereoniger*. *a* Penis noch völlig retrahiert; *b* Penis im Stadium der Ausstülpung; *c* Penis völlig ausgestülpt. — Nach Fischer.

schläuche sich mehr und mehr in den Körper zurückzuziehen, wobei sie die übertragenen Spermamassen mitnehmen. Bei der Bemühung, sich wieder zu trennen, führen die Tiere nochmals außerordentlich rasche, schraubenförmige Bewegungen aus, begünstigt durch heftiges Winden der Vorderkörper. Oft erst nach 15 Minuten gelingt es, die Umschlingung zu lösen. Die heftigen Bewegungen während der ganzen Begattung führen

Fig. 505.

Limax cinereoniger. Querschnitt durch die Doppelspirale zweier umeinandergewundener, völlig ausgestreckter Penes. — *p. I., p. II.* Penis *I* und *II*; *vd. I., II.* Vas deferens zu Penis *I* bzw. *II* gehörig; *ret.* Penisretraktor; *spmt.* Spermamasse; *hk.* Hautkamm; *kls.* Klebesekret. — Nach Fischer.

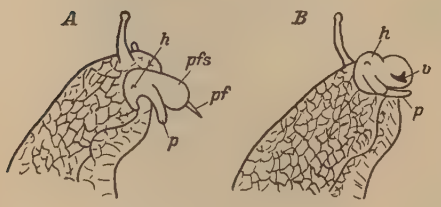
oft dazu, daß sich die Tiere von der Unterlage lösen und dann nur an einem starken Schleimfaden hängen. Nicht selten wird dann dieser Schleimfaden nach Beendigung der Kopula von dem einen Partner gefressen.

Weniger exakt sind die Beobachtungen über die Begattung von *Agriolimax agrestis*, worüber vor allem Jourdain (837) und Simroth (2780*)

*) Simroth, H., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. — Zeitschr. Wiss. Zool., XLII, 1885 (Lit.-Verz. 2780).

berichten. Auch hier geht zunächst ein Vorspiel voran, wobei die beiden Partner lebhaft im Kreise umeinanderkriechen, der Kopf des einen am Schwanz des anderen. Die Kreise werden enger und enger. Zugleich werden die Reizkörper vorgestülpt und geißelartig geschwungen, „über den Rücken des Partners gelegt und mannigfach spielend bewegt, bis sie sich öfter und öfter berühren“ (Fig. 180E, S. 544). Die Dauer des Vorspieles gibt Simroth mit $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde an. „Kommt es dann zur Begattung, so werden die Penes schleunigst ganz ausgestülpt, die Tiere bewegen sich äußerst schnell spiralig gegeneinander .... oder sie erheben sich mit den Kopfenden, sich mit den Vorderkörpern ähnlich umschlingend wie *Limax maximus*.“ Die Penes wirken spiralig wie zwei Uhrfedern gegeneinander, während die Reizkörper senkrecht nach oben gehalten werden. Der ganze Vorgang und die Art der Samenübertragung bleibt noch relativ unklar.

Fig. 506.



Helix pomatia. Entfaltung und Anordnung der äußeren Begattungsteile *A* beim Ausschleudern des Liebespfeiles, *B* beim Begattungsakt. — *h* kleiner Höcker an der Basis des Penis (*p*); *pf* Liebespfeil; *pfs* Pfeilsack; *v* Vaginalöffnung. Nach Meisenheimer.

Eine genauere Beobachtung wird aber dadurch erschwert, daß sich die Kopula in weniger als einer viertel Minute abspielt. Bei nahe verwandten Arten, z. B. *Agriolimax laevis*, vollzieht sich die Begattung weit langsamer, und *Agriolimax lombricoides* bleibt nach längerem Vorspiel etwa $^1/_4$ Stunde lang in Kopula.

Ist also bei *Limax* und *Agriolimax* das Vor- und Liebesspiel unverhältnismäßig länger und komplizierter als bei *Arion*, so wird es doch noch übertroffen von den Vorgängen bei den *Helix*-Arten. Die genauesten Angaben macht Meisenheimer (885) für *Helix pomatia*. Da Simroth schon darüber ausführlich berichtet hat (s. S. 597), so kann ich mich hier mit kurzen Andeutungen begnügen. Meisenheimer trennt mehrere Phasen.

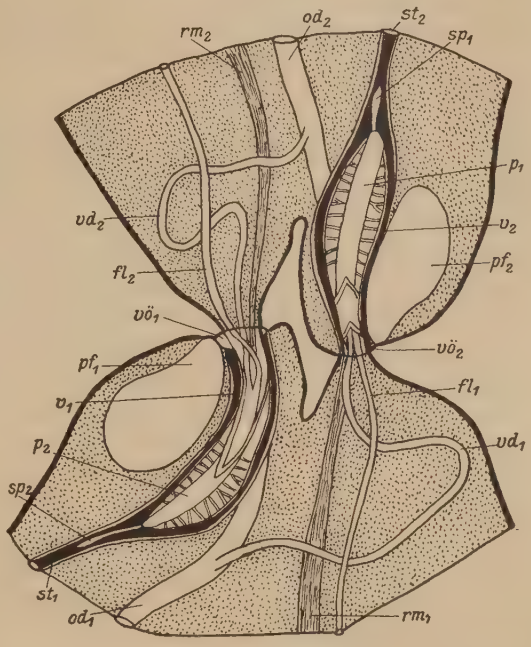
a) Das einleitende Liebesspiel, vielleicht einfach als Vorspiel zu bezeichnen. Das Zusammentreffen der Partner, Aufrichten und Gegeneinanderpressen der Sohlen, wobei die Tiere auf den hintersten Fußabschnitten ruhen, sich aber auch auf die Schalenwindungen stützend. Das Vorspiel dauert nur kurze Zeit, dann sinken beide Schnecken wieder zusammen. Nach einer Ruhepause von $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde beginnt

b) das Ausstoßen der Liebespfeile oder vielleicht auch das eigentliche Liebesspiel. Erneutes Aufrichten und gegenseitiges Belecken bis plötzlich nach oft bis zu 2 Stunden währenden, krampfhaften Bewegungen mit energischem Ruck die weiblichen Begattungsteile entfaltet werden (Fig. 506 A): der Penis ist nicht oder unvollständig ausgerollt. Nunmehr wird eine beträchtliche Menge weißlicher Flüssigkeit, das Sekret der fingerförmigen

Drüsen, abgeschieden, und unmittelbar danach wird von dem einen Partner der Liebespfeil auf den andern abgeschossen. Dann werden die noch entfalteten Geschlechtsteile zurückgezogen, worauf sich nach einer kurzen Pause das zweite Tier zum Ausstoßen des Pfeiles anschickt, was aber keineswegs stets erfolgt. Äußerst selten aber stoßen beide Tiere ihre Pfeile gleichzeitig aus, wie es bei *Cepaea nemoralis* nach Arndt (430) die Regel ist.

c) Das spätere Liebesspiel und die Begattungsversuche. Die Tiere beginnen wieder mit dem Liebesspiel und versuchen die Vorderkörper derart aneinander vorbeizuschieben, daß dieselben sich kreuzen und die rechten Kopfseiten sich berühren. Unmittelbar darauf werden mit einem Ruck die Begattungsteile ausgestülpt (Fig. 506 B). Da anfangs meist die Stellung nicht so günstig wie nötig ist, verfehlen die Penes ihr Ziel zunächst und werden zurückgezogen, um nach immer kürzer werdenden Pausen neu entfaltet zu werden. Nur wenn beide Partner gleichzeitig die Begattungsglieder einführen können, kommt es zu dem

Fig. 507.



Helix pomatia, Lage der gegenseitigen Begattungsorgane zweier kopulierender Tiere im Augenblick der Übertragung der Spermatophoren. — *fl* Flagellum; *ov* Ovidukt; *p* Penis; *pf* Pfeilsack; *rm* Penisretraktor; *sp* Spermatophore; *st* Stiel des Receptaculum seminis; *v* Vagina; *vd* Vas deferens; *vö* Vaginalöffnung; $_1$ bzw. $_2$ bedeutet Zugehörigkeit zum einen oder anderen Individuum. — Nach Meisenheimer.

d) Begattungsakt, der nur etwa 5 Minuten dauert und während dessen die Spermatophoren ausgetauscht werden. Die Lage, die die Begattungsteile hierbei einnehmen, mag die Skizze (Fig. 507) zeigen. Die Lösung der beiden Tiere voneinander erfolgt ziemlich rasch, aber noch 10 bis 15 Minuten dauert es, bis die Begattungsglieder schließlich endgültig zurückgezogen sind.

In prinzipiell der gleichen Weise geht dann auch die Begattung bei *Arianta arbustorum* vor sich, wie sie Hofmann (2106) beschreibt. In

ganz ähnlicher Weise lassen sich Vorspiel, Liebesspiel (Ausstoßen der Liebespfeile), Begattungsversuche und eigentliche Begattung verfolgen; nur fallen zunächst die längeren Ruhepausen zwischen den einzelnen Phasen weg, und die eigentliche Kopula dauert 2—3 Stunden. Weitere kleine Eigentümlichkeiten sind bedingt durch morphologische Abweichungen der Genitalorgane und betreffen besonders Penis, Reizkörper und Divertikel. Der Reizkörper wird schon während des Vorspiels erigiert und erhöht bei gegenseitiger Berührung die Erregung der Tiere. Die Haupttätigkeit erfolgt aber erst in der Phase der Begattungsversuche, wo die beiden Reizkörper stetig übereinander gleiten, so einen dauernden Reiz auf den Partner ausübend.

Mag nun bei *Arion* nur das Atrium, bei *Limax* der oft über Körperlänge reichende Penisschlauch ausgestülpt werden, mag bei *Helix* oder *Arianta* der gesamte vordere Genitalkomplex, in Sonderheit der Penis und bei *Arianta* der Reizkörper, ausgestülpt und durch Spannung die zur Einführung in die Vagina erforderliche Festigkeit bedingt werden, stets ist es in erster Linie oder ausschließlich der Druck der Körperflüssigkeit, der die Lageverschiebungen oder Spannungsänderungen verursacht. Daneben spielt beim Ausrollen des Penis der *Helix* auch Muskelbewegung eine Rolle, doch ist sie sicher weniger wichtig. Das Einziehen der Genitalien aber erfolgt lediglich durch Muskelzug.

Kennen wir auch nur von einigen wenigen Formen den Begattungsvorgang genau, so kann wohl aber vermutet werden, daß er auch bei allen anderen Formen in prinzipiell der gleichen Weise vor sich geht. Stets dürfte die Begattung eine gleichzeitige, gegenseitige sein. Etwas unsicherer muß bleiben, ob stets ein Liebesspiel stattfindet; doch hat eine solche Annahme wenigstens dort sehr viel für sich, wo Reizkörper zu finden sind.

Es bleibt noch die Frage nach der Funktion der fingerförmigen Drüsen. Die älteren Ansichten von Swammerdam, der die Drüsen als Hoden ansah, von v. Siebold, nach dem aus dem Sekret die Spermatophore gebildet werden soll, oder von v. Ihering, der darin das Bildungsmaterial für den Liebespfeil erblickte, können ohne nähere Begründung als falsch bezeichnet werden. Blainville, Moquin-Tandon und Dubreuil glaubten, daß das Sekret zum Schlüpfrigmachen der Kopulationsorgane für die Begattung diene. In diesem allgemeinen Sinne wurde die Ansicht später nicht übernommen. Vielmehr habe das Sekret, nach Meisenheimer, den Zweck, die Wände des Pfeilsackes und seiner Lippen sowie des vorderen Scheidenabschnittes geschmeidig und schlüpfrig zu erhalten, damit das Herausstoßen des Liebespfeiles glatt erfolgen könne. Vor kurzer Zeit hat nun Dorello (2780a*) die Frage nach der Bedeutung des Sekretes erneut aufgeworfen. Er findet eine doppelte Funktion. Das an der Luft und bei Berührung mit Wasser außerordentlich rasch koagu-

*) Dorello, P., Sulla funzione delle glandole digitate nel Gen. *Helix*. — Atti R. Acc. Lincei, Rend. (6) I, 1925 (Lit.-Verz. 2780a).

lierende Sekret der Drüsen vermöge als sehr kräftiges Hämostatikum zu wirken und so ein Ausfließen von Blut aus der durch den Liebespfeil erzeugten Wunde zu verhindern. Außerdem aber werde in den Kanellierungen des Pfeiles eine gewisse Menge der Sekretes mit in den Körper des Tieres eingeführt und übe dort eine Reizwirkung aus auf das Nervensystem und auf einen Teil des Genitalapparates und steigere damit die geschlechtliche Erregung. Die rasche Koagulationsfähigkeit könne schwerlich ein Schlüpfrigmachen der Ausführgänge verursachen. Außerdem sei dies wohl mehr der Zweck der reichlich im Epithel dieser Gänge vorhandenen Schleimdrüsen.

Bemerkenswert ist, daß nach übereinstimmender Angabe aller Beobachter die Schnecken während der Kopula eine auffallend große Teilnahmslosigkeit gegen ihre Umgebung zur Schau tragen. Nur allerstärkste Reize vermögen eine Reaktion auszulösen, die aber auch dann noch relativ gering bleibt.

Die Begattung wird von den Schnecken mehrmals wiederholt (Pfeiffer 583, Keferstein u. Ehlers 846, Künkel 2119, Meisenheimer 885, Fischer 2006, Hofmann 2106).

Die Zeiten der Begattung sind verschieden. Während *Limax cinereoniger* nur nachts (am häufigsten zwischen 10 Uhr und Mitternacht) kopuliert, begatten sich *Helix*-Arten und *Arianta*, sowie *Arion* in den Tagesstunden, besonders nach oder bei warmem Regen. *Succinea* verhält sich ziemlich indifferent.

Ebenso wechseln die Brunstzeiten; sie dauern meist 2—3 Monate und fallen in die Monate April bis November. Im einzelnen wird angegeben:

Art	Zeit	Autor
Limax cinereoniger	Juni—Juli	Künkel
Limax tenellus	September—Oktober	Künkel
Helix pomatia	Mai—August	Künkel
Helix pomatia	Mai—Juni	Meisenheimer
Campylaea cingulata . . .	Mai—August	Künkel
Arianta arbustorum	Mai—August	Künkel
Arianta arbustorum	April—Juli	Hofmann
Cepaea nemoralis	März—Mai (selten bis Herbst)	Lang
Cepaea hortensis		
Succinea putris	April—August	Rieper

8. Selbstbegattung.

Es ist klar, daß bei Zwittertieren neben einseitiger und wechselseitiger Begattung auch eine Selbstbegattung in den Bereich der Möglichkeiten gezogen werden muß. Es bedarf keiner weiteren Begründung, daß für eine solche zwei Bedingungen erfüllt sein müssen, erstens, daß männliche und weibliche Begattungsorgane am gleichen Körper gleichzeitig voll

entwickelt sind, und zweitens, daß rein mechanisch die Möglichkeit für den Penis bestehen muß, zur Vaginalöffnung zu gelangen. Gerade die zweite Bedingung macht es verständlich, daß die Stylommatophoren, bei denen nur eine Genitalöffnung vorhanden ist und der Penis durch diese hindurch ausgestülpt wird, nicht für eine Selbstbegattung in Frage kommen können. Wie sollte auch das durch Blutdruck geschwellte Begattungsglied in die sich dicht neben seiner Basis befindliche Vaginalöffnung eindringen können. Anders bei Basommatophoren. Tatsächlich ist auch bei *Lymnaea auricularia* durch Baer (434) schon Selbstbegattung beobachtet worden. Daß sich hier der Penis bis in die eigene Vulva krümmen kann, geht auch aus Künkel's Angaben (2117) hervor, nach der „der ausgestülpte Penis einer großen Planarie nicht unähnlich sieht. Er bewegt sich suchend nach allen Seiten und krümmt sich sehr stark und unter kleinen Bogen gegen die weibliche Genitalöffnung." Ob eine Selbstbegattung bei anderen Basommatophoren möglich ist und auftritt, wissen wir nicht; sie ist bisher noch nicht beobachtet worden.

9. Befruchtung.

Ist während der Kopula das Sperma übertragen worden, so gelangt es in das Receptaculum. Bei freier Spermaübertragung finden wir dabei keinerlei Komplikationen. Anders bei dem Vorhandensein von Spermatophoren. In einer Reihe von Fällen werden auch diese direkt in das Rezeptakel geführt und dort allmählich aufgelöst. Entgegen früheren Annahmen aber werden, nach Künkel's Feststellungen (2119), die Spermatozoen nicht erst durch die Auflösung der Spermatophorenhülle frei, sondern haben den Samenbehälter schon vorher verlassen. Unter relativ starkem Druck und Drehung um die Längsachse wird die Spermatophore in das Receptaculum eingeführt, wobei die Hülle entlang besonderer Leistenbildungen aufreißt und ihren Inhalt freiläßt.

Bei *Arianta arbustorum* nun kommt nach Hofmann (2106) die Spermatophore zunächst in das dem Receptaculumstiel ansitzende Divertikel. Dort werden die Spermien frei und gelangen erst sekundär in die Receptaculumblase. Wir dürfen vermuten, daß überall dort, wo ein solches Divertikel in genügender Größe vorhanden ist, es auch die gleiche Funktion besitzt. So fand Steenberg (2511) bei *Clausilia laminata* die Spermatophore ebenfalls im Divertikel (Fig. 416, S. 934).

Auf die Veränderungen, die wenigstens bei manchen Arten die Spermatozoen im Receptaculum erfahren, sind wir schon oben (S. 1115) eingegangen. Ich wiederhole nur, daß wir annehmen dürfen, daß die Samenfäden erst an dieser Stelle überhaupt befruchtungsfähig werden.

Der Ort der Befruchtung nun liegt am Ende des Zwitterganges an einer Stelle, die, bei *Helix* und *Limax* wenigstens, als Befruchtungstasche besonders abgesetzt ist. Den Weg, den die Spermatozoen vom Receptaculum bis zur Befruchtungstasche nehmen, hat als erster wohl Perez

(2781*) bei *Helix aspersa* direkt beobachtet. Hiernach wandern sie im Stiel des Receptaculum herab, passieren die Vagina und steigen im Oviduk und der Samenrinne des Spermoviduktes nach oben zur Befruchtungstasche. Rieper (1904) konnte bei *Succinea* diese Angabe im wesentlichen bestätigen, nur wandern die Spermien in der Eirinne, höchstens bei großer Menge auch in der Samenrinne des Spermoviduktes nach oben zur Befruchtungstasche. Hier dringen die Samenfäden dann in die von der Zwitterdrüse her kommenden Eier ein, noch ehe sich um diese das Sekret der Eiweißdrüse legen kann. Daß der Schwanzfaden, sofern er nicht im Receptaculum aufgelöst wurde (s. S. 1115), hierbei mit in die Eizelle gelangen kann, wurde schon oben für *Physa fontinalis* gezeigt (S. 1116, Fig. 502).

Zwei Fragen bleiben bei all diesen Vorgängen noch ungelöst oder zweifelhaft. Einmal ist unklar, ob die Spermatozoen aktiv oder passiv zur Befruchtungstasche gelangen. Dort, wo der Schwanzfaden erhalten bleibt, dürfte ersteres mehr Wahrscheinlichkeit für sich haben, im anderen Falle aber letzteres. Und weiter ist strittig, ob die Befruchtung vor, nach oder während der Eireife erfolgt. Bei *Physa fontinalis* dringt der Samenfaden noch vor der Eireifung ein. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Helix pomatia* nach Meisenheimer. Die Eier gelangen in die Befruchtungstasche „zumeist noch im Inneren mit wohlerhaltenem Keimbläschen und großem Nucleolus versehen". Es erfolgt die Befruchtung, und „allmählich beginnt das Keimbläschen sich aufzulösen, und es erfolgt die Umbildung zu der ersten Richtungsspindel". Daß das nicht immer so ist, geht aus dem „zumeist" hervor, und tatsächlich bildet auch Meisenheimer ein Ei aus dem Zwittergang ab (Fig. 508), in dem schon deutlich eine Strahlenfigur zu erkennen ist. Die Befruchtung erfolgt also hier teils vor, teils während der Eireife. In diesem Sinne ist wohl auch die Angabe von Buresch (1878) für *Arianta arbustorum* zu deuten, wenn er sagt: „Die Eier machen ihre Reifeteilungen noch im Zwittergang oder im Anfang des Uterus durch", also in dem „obersten Teil des Uterus, wo die Befruchtung der Eier" stattfindet. Im Gegensatz hierzu machen die Eier von *Arion empiricorum* nach Buresch die Reifeteilungen noch in der Zwitterdrüse selbst durch, d. h. also die Befruchtung erfolgt hier erst nach der Eireife.

Fig. 508.

Helix pomatia. Zwei Eier aus dem Zwittergang. Nach Meisenheimer.

So wären also alle drei angedeuteten Möglichkeiten verwirklicht; doch scheint mir noch nicht über allen Zweifel erhaben, ob die letzte Angabe, die Befruchtung nach erfolgten Reifeteilungen, ganz sicher ist.

Über die Dauer der Lebensfähigkeit des Spermas im Receptaculum macht Lang (64) für *Cepaea nemoralis* und *C. hortensis* einige Angaben,

*) Perez, J. M., Recherches sur la génération des Mollusques gastéropodes. — Mém. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux, VI, 1868 (Lit.-Verz. 2781).

nach denen ein nach der Kopulation isoliertes Tier noch mehrere Jahre hindurch entwicklungsfähige Eier ablegen kann. Da, wie wir noch sehen werden, Selbstbefruchtung bei diesen Formen nur ungemein selten auftritt, so ist ein Einwurf von dieser Seite her gegen Lang's Schlußfolgerung, daß das Sperma jahrelang lebensfähig bleibt und mit zunehmendem Alter und nach wiederholtem Überstehen des Winterschlafes nichts einbüßt, praktisch bedeutungslos. Schon lange vorher hatte Brockmeier (2782*) eine ähnliche Vermutung geäußert.

10. Selbstbefruchtung und Parthenogenese.

a) Basommatophoren.

Daß nach einer Selbstbegattung, wie sie Baer bei *Lymnaea auricularia* beobachtet hat, auch eine Befruchtung stattfindet, ist nicht a priori sicher. Nun kommt aber schon Semper (993) zu dem Schluß, daß eine innere Selbstbefruchtung, d. h. eine Befruchtung ohne vorhergegangene Begattung unmöglich sei, weil die im Zwittergang befindlichen Spermatozoen noch unentwickelt seien und erst nach der Übertragung in das Receptaculum befruchtungsfähig würden. Die getrennten Genitalöffnungen lassen in der Tat den Samenfäden keinen anderen Weg zum Receptaculum offen, so daß also isoliert gehaltene Tiere sich selbst begattet haben müssen, wenn sie entwicklungsfähigen Laich absetzen. Daß dies geschieht, ist schon lange bekannt (Semper 993, Braun 448, Colton 2082, Chadwick 465 u.a.). Zuletzt hat sich Holzfuß (2110) genauer damit beschäftigt. Er isolierte *Lymnaea stagnalis* und züchtete diese (stets isoliert) bis zur 4. Generation. Das gleiche fand er für *Lymnaea ovata, Physa fontinalis, Ph. acuta, Planorbis corneus* [für die auch Soffel (2165) die Möglichkeit der Selbstbefruchtung vermutet] und *Planorbis marginatus*. Die Erscheinung tritt also bei ganz verschiedenen Formen auf, und wir dürfen sie vielleicht für alle Basommatophoren vermuten.

b) Stylommatophoren.

Wie schon oben (S. 1128) gesagt, ist für die Stylommatophoren eine Selbstbegattung nicht möglich. Dies führte ganz allgemein zu der Ansicht, daß also auch eine Selbstbefruchtung ausgeschlossen sei. So zweifelte Lang (64) nicht daran und fand auch, daß von Jugend an (zum Teil bis zum Tode) isoliert gehaltene *Helix pomatia, H. aspersa, Arianta arbustorum, Cepaea nemoralis, C. hortensis, C. sylvatica* niemals Nachkommenschaft erhielten. Zwar legten *Helix pomatia* und *H. aspersa* bisweilen Eier ab, die sich aber in keinem Falle entwickelten, also unbefruchtet gewesen sein müssen. Später hat Lang (2783**) dann aber festgestellt, daß sich als

*) Brockmeier, H., Zur Fortpflanzung von *Helix nemoralis* und *H. hortensis* nach Beobachtungen in der Gefangenschaft. — Nachr. Bl. Malak. Ges., XX, 1888 (Lit.-Verz. 2782).

**) Lang, A., Vererbungswissenschaftliche Miszellen. — Zeitschr. ind. Abst. Vererbgs.-L., VIII, 1912 (Lit.-Verz. 2783).

ein seltener Ausnahmefall „eine isoliert gehaltene, jungfräuliche *Cepaea hortensis* fortgepflanzt hat". Die übrigen zahlreichen negativen Resultate zeigen wohl zur Genüge, daß es sich hierbei tatächlich nur um eine seltene Ausnahme handelt, so daß wir auch jetzt noch sagen können, daß sich die Heliciden in der Regel nicht durch Selbstbefruchtung fortpflanzen können. Buresch kommt auf Grund histologischer Untersuchungen bei *Arianta* und *Arion empiricorum* zu dem gleichen Resultat. Da vor der Eiablage nicht nur das Keimepithel, sondern auch alle Spermatogonien und Spermatocyten degenerierten, die fertigen Spermatozoen aber noch vorher aus dem Zwittergang nach dem Epiphallus befördert würden, wäre also eine Selbstbefruchtung unmöglich. Abgesehen davon, daß Künkel (2119) die Degeneration nicht bestätigen konnte, geht Buresch von der Voraussetzung aus, daß eine Selbstbefruchtung bereits im Zwittergange erfolgen müsse, und läßt die die Befruchtungsfähigkeit beeinflussende Bedeutung des Receptaculums außer Betracht.

Nun gelang Künkel (2119) bei *Arion empiricorum* und *Limax cinereoniger* der durch das Experiment und die Sektion bestätigte einwandfreie Beweis, daß sich diese Tiere durch Selbstbefruchtung fortpflanzen können, ohne daß eine Selbstbegattung voraufgeht. Die Samen gelangen durch die männlichen Endwege in das Atrium und von dort in das Receptaculum, wo sie befruchtungsfähig werden. Auch für andere *Arion*- und *Limax*-Arten konnte ein gleiches Verhalten beobachtet werden.

Zu den durch das Experiment gefundenen Tatsachen kommen nun noch einige Fälle, in denen auf Grund morphologischer Befunde Selbstbefruchtung als wahrscheinlich anzunehmen ist. Simroth (610) fand bei kaukasischen Raublungenschnecken (*Solenochlamys*, *Trigonochlamys*, *Pseudomilax*, *Phryxolestes* und *Hercanolestes*) im proximalen Abschnitt des Penis Sperma und eine, ja sogar zwei Spermatophoren. Letztere werden nun im unteren Penisabschnitt zwischen zwei Wülsten durch Druck entleert und das Sperma gelangt, da der Genitalporus nur zur Eiablage geöffnet wird, sonst aber durch einen Sphincter geschlossen bleibt, vermutlich direkt in das Receptaculum. Bei der versteckten Lebensweise dieser Tiere wäre allerdings eine solche Selbstbefruchtung sehr wohl zweckmäßig und verständlich. Auffallend bleibt nur, daß trotz fehlender Begattung eine Spermatophore gebildet wird, um so mehr, als nach Künkel eine solche Bildung bei *Arion* unterbleibt, wenn Isolation eine Kopula unmöglich macht. So steht also ein positiver Beweis für die Richtigkeit der Simroth'schen Ansicht noch aus. Dies gilt fast noch mehr für eine Annahme Plate's (954), daß ein Verbindungsgang zwischen Penis und Basalteil der Vagina bei *Testacella bisulcata* (= *fischeriana*) für eine fakultative Selbstbefruchtung in Frage kommen könne. Den gleichen Zweck soll nach Simroth (S. 637) bei Clausilien ein Gang zwischen Bursa und Befruchtungstasche und bei Vaginuliden ein Gang zwischen Samenleiter und Bursa dienen. Für die Vaginuliden kann ich Simroth's Ansicht

nicht beistimmen, und für die Clausilien wird nach Steenberg (2511) die Existenz eines solchen Ganges in Abrede gestellt. Daß aber auch bei diesen Formen eine Selbstbefruchtung nicht unmöglich ist, braucht nicht erörtert zu werden.

Natürlich ist bei Tieren, die sich ohne Begattung fortpflanzen, noch eine andere Möglichkeit gegeben, die Parthenogenese. Schon Lang (1950) glaubt eine solche ablehnen zu sollen, und Baltzer (2551) kommt auf Grund zytologischer Untersuchungen zu einem ähnlichen Schluß, wiewohl eine Parthenogenese nicht gänzlich auszuschließen sei. Nun konnte aber Künkel (2119) in den Eiern der von Jugend auf isolierten *Limax cinereoniger*, *L. cinereus*, *L. variegatus*, *Arion simrothi*, *A. subfuscus* und *A. minimus* das Ausstoßen beider Richtungskörperchen beobachten, woraus er mit Sicherheit folgert, daß eine Reduktionsteilung stattgefunden hat, die Eier also befruchtet waren.

Anders aber scheint es bei den Basommatophoren zu liegen. Pelseneer (2784*) kreuzte verschiedene Lymnaeen miteinander (s. unten); die Nachkommen glichen stets der Mutter, und er stellte bei einigen (*Lymnaea auricularia*, *L. palustris* und *Amphipeplea glutinosa*) fest, daß nur ein Richtungskörperchen ausgestoßen wurde. Hier müßten sich also die Eier parthenogenetisch entwickelt haben, wobei das artfremde Sperma als Stimulans betrachtet werden darf.

11. Kreuzung.

Im Gegensatz zur Selbstbefruchtung finden wir aber auch Befruchtung durch artfremde Tiere. Freilich sind die Feststellungen, ob wirklich eine Befruchtung stattfindet oder ob nur eine Parthenogenese ausgelöst wird, meist noch recht unsicher.

Für die Basommatophoren hat schon Heynemann (525) eine Kreuzung beobachtet, und zwar *Lymnaea peregra* (♂) × *L. auricularia* (♀). Der weiblich funktionierende Partner ging allerdings bald zugrunde, hatte aber zwei unbefruchtete Gelege abgesetzt. Später erhielt dann Chaster (466) aus *Lymnaea stagnalis* (♂) × *L. auricularia* (♀) Nachkommen, die aber merkwürdigerweise *Lymnaea peregra* darstellten. Long (2136) beobachtete *Lymnaea peregra* × *Planorbis corneus*, ohne aber auf das Ergebnis einzugehen. Auch bei Baker's Beobachtungen (1985) von:

Lymnaea emarginata × *L. lanceata*,
Lymnaea stagnalis × *L. emarginata*,

bleibt ungewiß, ob die Kreuzung fruchtbar war. Am genauesten sind wohl schließlich Pelseneer's Versuche (2784). Er kreuzte:

Amphipeplea glutinosa × *Lymnaea auricularia*,
Amphipeplea glutinosa × *Lymnaea palustris*,

*) Pelseneer, P., L'hybridation chez les Mollusques. — C. R. Acad. Paris, CLXVIII, 1919 (Lit.-Verz. 2784).

Amphipeplea glutinosa × *Lymnaea stagnalis*,
Amphipeplea glutinosa × *Lymnaea peregra*,
Lymnaea peregra × *Lymnaea stagnalis*,
Lymnaea peregra × *Lymnaea palustris*,
Lymnaea palustris × *Lymnaea stagnalis*,
Lymnaea palustris × *Lymnaea auricularia*,
Lymnaea auricularia × *Lymnaea stagnalis*.

In allen Fällen glichen die Nachkommen dem Elter, das als Weibchen fungiert hatte. Diese „falschen Hybriden" sind daher ohne Amphimixis. Da nun das Ausstoßen des zweiten Richtungskörperchens unterblieb (s. S. 1132), schließt Pelseneer auf eine durch das artfremde Sperma induzierte Parthenogenese, hält aber auch nicht für unmöglich, daß verschiedene chemische Stoffe einen Einfluß ausüben, daß also Pseudogamie vorlag. Mag nun eine wirkliche Befruchtung stattfinden oder eine induzierte Parthenogenese, auf jeden Fall sind bei Kreuzungen zwischen Arten von *Lymnaea* leicht Nachkommen zu erhalten.

Anders scheinen sich hier die Stylommatophoren zu verhalten. Wenn vor allem in älteren Arbeiten Kreuzungen zwischen Arten angegeben werden*), so handelt es sich entweder nur um die Beobachtung (wobei oft nicht einmal sicher ist, ob wirklich eine Begattung zustande gekommen ist) oder um Deutung von in der Natur gefundenen Zwischenformen als Bastarde. Maßgebend können hier natürlich nur die experimentellen Feststellungen sein. Solche Versuche beziehen sich meist nur auf Kreuzungen von *Cepaea hortensis* × *Cepaea nemoralis*. Locard (2785**) hatte damit keinen Erfolg. Lang (64, 1950) aber erhielt Bastarde. Später (1951) gelang es ihm auch, aus *Cepaea nemoralis* × *Cepaea austriaca* und *Cepaea hortensis* × *Cepaea austriaca* Nachkommen zu züchten. Freilich ist der Erfolg der Kreuzungen ein relativ geringer, d. h. die Fruchtbarkeit ist klein. Meist treten nur ganz vereinzelte Junge auf, die bald absterben. Nur selten ist die Fruchtbarkeit der Eltern und die Prosperität der hybriden Nachkommen eine solche, daß sie den normalen Verhältnissen fast gleichkommt. Oft ist auch nur der eine Elter fruchtbar, oder der

*) Ackermann (Ackermann, K., Tierbastarde. — Kassel, 1898) gibt folgende Zusammenstellung:

Helix variabilis × *Stenogyra decollata*	Lecoq
Helix variabilis × *Helix pisana*	
Pupa cinerea × *Clausilia papillaris*	
Cepaea nemoralis × *Helix aspersa*	
Cepaea nemoralis × *Cepaea hortensis*	
Cepaea nemoralis × *Helix vermiculata*	
Helix cornea × *Helix lapicida*	Dupuy
Helix cornea × *Helix obvoluta*	

**) Locard, A., Notes sur les Hélices françaises du groupe de l'*Helix nemoralis*. — Ann. Soc. Linn. Lyon. XXIX, 1882 (Lit.-Verz. 2785).

eine Elter ist fruchtbarer als der andere. In einem gewissen Widerspruch hierzu stehen Angaben von Brockmeier (14, 2782), der ohne Schwierigkeiten von einem in der Natur in Kopula gefundenen Paar *Cepaea nemoralis* × *C. hortensis* Nachkommen erhielt. Da er keine genauere Analyse gibt, muß es fraglich bleiben, ob es sich tatsächlich um hybride Nachkommen gehandelt hat.

Daß aber solche Bastarde in der freien Natur vorkommen, konnte kürzlich wieder Boettger zeigen (1920).

Wenn dann schließlich Stellfox (1978) aus der Kreuzung *Helix aspersa* × *Helix aspersa* var. *exalbida* Nachkommen erhielt, so kann das nicht weiter verwunderlich sein, da hier ja eine Artverschiedenheit noch nicht erwiesen ist.

12. Eiablage.

Nach Künkel (2119) beginnt bei unseren Nacktschnecken und einigen Gehäuseschnecken die Eiablage etwa 4—8 Wochen nach eingetretener Geschlechtsreife, bzw. nach der ersten Kopulation. Dies dürfte für alle Pulmonaten etwa stimmen. Künkel beobachtete den Beginn der Eiablage:

a) bei Nacktschnecken

α) im ersten Lebensjahr: bei sämtlichen *Arion*-Arten, sowie bei *Agriolimax agrestis*, *Limax tenellus* und *Amalia marginata*;

β) gegen Ende des ersten oder im Anfang des zweiten Lebensjahres: bei *Limax variegatus*;

γ) gegen Ende des zweiten Lebensjahres: bei *Limax cinereoniger*, *L. cinereus*, *L. arborum*;

b) bei Gehäuseschnecken

α) am Anfang oder gegen Ende des zweiten Lebensjahres: bei *Campylaea cingulata* und *Arianta arbustorum*;

β) gegen Ende des dritten oder vierten Lebensjahres: bei *Helix pomatia*.

Im einzelnen fand er den Beginn der Eiablage mit einem Alter der Schnecken von:

5 — 8	Monaten	bei	*Arion hortensis*
$5^1/_2$— 6	„	„	*Agriolimax agrestis*
8 —11	„	„	*Arion minimus*, *Limax tenellus*, *Amalia marginata*
$9^1/_2$—11	„	„	*Arion empiricorum*
10 —11	„	„	*Arion simrothi*, *Arion subfuscus*
10—13	Monaten	bei	*Limax variegatus*
22—23	„	„	*Limax cinereoniger*, *Limax cinereus*, *Limax arborum*
14—23	„	„	*Campylaea cingulata*, *Arianta arbustorum*
3—4	Jahren	„	*Helix pomatia*

Von diesen Arten haben eine Anzahl nur 1 Legeperiode, andere 2, 3 oder auch 4 Perioden. Beginn und Dauer ist verschieden, wie folgende Tabelle erkennen läßt (vgl. hierzu Simroth's Angaben S. 658ff.):

Art	Beginn der Legeperiode	Dauer der Legeperiode	Anzahl der Gelege	Eizahl pro Gelege	Gesamteizahl
A. Arten mit einer Legeperiode:					
Arion empiricorum	VIII, IX*)	2 Mon.	3—8	18—229	308—515
Arion simrothi	VIII, IX	2 „	5—8	24— 93	250—382
Arion subfuscus	VI, VII	$2^1/_2$—3 „	8—12	7— 53	291—341
Arion hortensis	VI, VII, IX	2 —3 „	5—8	12— 80	158—203
Arion bourguignati	VII	2 „	3—5	10— 39	104—123
Arion minimus	VII, VIII	2 „	6—10	12— 30	106—165
Limax tenellus	X, XI	$2^1/_2$—3 „	4—6	10— 31	87—124
Agriolimax agrestis	I bis XII	$2^1/_2$—3 „	8—10	12— 45	97—254
B. Arten mit zwei Legeperioden:					
Limax cinereoniger	1. Periode: VII, VIII	1 —$1^1/_2$ Mon.	3—4	6—8	13—368	676—834
	2. „ : VI, VII	$1^1/_2$—2 „	3—4			
Limax cinereus	1. „ : VII, VIII	1 —$1^1/_2$ „	3—4	6—8	13—368	676—834
	2. „ : VI, VII	$1^1/_2$—2 „	3—4			
Limax arborum	1. „ : X, XI	1 —$1^1/_2$ „	3	6	12—38	105—132
	2. „ : III	$1^1/_2$ „	3			
C. Arten mit drei Legeperioden:						
Limax variegatus	1. Periode: IX	1 Monate	2—3	12—51	246—342
	2. „ : VII	3 „	5—6		
	3. „ : VIII	1 „	3—4		
Amalia marginata	1. „ :		3—7	8—27	203—260
	2. „ : XI—VI	ca. 6 „	6—8		
	3. „ :		2—4		
D. Arten mit vier Legeperioden:					
Campylaea cingulata	1. Periode: VIII	2 Monate	3—4	18—100	520—782
	2. „ : III	5 „	7—9		
	3. „ : IV	4 „	4—5		
	4. „ : VI	2 „	3—4		
Helix pomatia	1. „ : VI	—	Nur je 1 Gelege, selten 2 Gelege	40—65	202—260
	2. „ : od.				
	3. „ : VII				
	4. „ :				

Ähnlich genaue Beobachtungen für andere Arten fehlen. Es finden sich verschiedene Angaben, wann Eier gelegt werden (s. Tabelle auf S. 1136), ohne daß damit aber bekannt wäre, wie lange die Legeperiode dauert oder ob eine oder mehrere vorkommen.

Über die Menge der Eier pro Gelege und über die gesamte Eiproduktion während des Lebens macht wieder Künkel die genauesten Angaben; sie sind bereits in obiger Tabelle mit eingefügt (s. auch S. 658, 659). Einige weitere Mitteilungen, vor allem aus neueren Arbeiten, mögen in der folgenden Tabelle angeführt sein:

*) Die römischen Zahlen I bis XII bezeichnen die Monate Januar bis Dezember.

Art	Zeit bzw. Dauer der Eiablage	Anzahl der Gelege	Eizahl pro Gelege	Gesamteizahl	Autor
5 *Planorbis corneus*	Ende Dezember bis Anfang Februar	20	13—27	456	Cole (2079, 2786*)
21 *Planorbis trivolvis*	Mitte April bis Ende April	32	—	872	
Lymnaea caperata	16.—19. April	5	28—45	192	Baker (2787**)
15 *Physa gyrina*	23.—24. April	14	130—200	—	
Ancylus fuscus	—	—	7—8	—	Clapp (2788***)
17 *Bullinus* spec.	—	35	1—11	138	Anderson†)
Succinea putris	Mai bis Juni	—	20—95	—	Rieper (1904)
Amphidromus purus	Oktober	—	—	234	Paravicini (2139)
Nanina javana	Oktober	—	28	—	

Die Größe der Eier ist außerordentlich wechselnd. Selbst im gleichen Gelege können deutliche Unterschiede auftreten. Simroth's Angaben (s. S. 658) ist kaum etwas Neues hinzuzufügen. Die Relation zwischen Eigröße und Anzahl der Eier bleibt auch heute noch unsicher. Im allgemeinen nimmt aber die Größe mit der Anzahl der Eier ab. So legen nach liebenswürdiger Mitteilung des Herrn Wächtler in Leipzig *Vallonia elongata* und *Caecilioides acicula* nur wenige, aber relativ große Eier. Für *Vallonia* fand Wächtler den Durchmesser des Eies mit fast $^1/_4$ der Gehäusebreite, während sich nach Künkel für *Arianta arbustorum* etwa nur $^1/_8$ errechnen läßt. Genauere Untersuchungen in dieser Richtung fehlen aber noch.

Was Form, Bau und Hülle des Eies anlangt, sowie die Art des Geleges, so sind den Ausführungen Simroth's (s. S. 661—666) keine neuen Angaben anzufügen. Die Eihüllen werden dem Ei bei seiner Wanderung durch den „Uterus" (besser Eirinne des Spermoviduktes) aufgelagert.

Auch Simroth's Darstellung über die Brutpflege (s. S. 666 ff.) ist nichts wesentlich Neues hinzuzufügen. Paravicini (2139) hat kürzlich die Eiablage zweier javanischer Arten beschrieben, die ihre Eier auf Pflanzen ablegen. *Nanina javana* benutzt hierzu die mächtigen Blattscheiden der Banane, während *Amphidromus purus* die äußersten Blättchen eines jungen Bambushalmes zu einer Düte zusammenklebt oder zwei Mangablätter zusammenkittet. Sind die „Nester" mit Eiern angefüllt, so werden die Öffnungen durch Zusammenbiegen der Blattspitzen verschlossen.

*) Cole, W. H., Egg-laying in two species of *Planorbis*. — Amer. Natural., LIX, 1925 (Lit-Verz. 2786).

**) Baker, F. C., The Mollusca of the Chicago area. — Bull. Nat. Hist. Survey Chicago Acad. Sc., No. 3, 1902 (Lit.-Verz. 2787).

***) Clapp, W. F., Eggs and young of the river limpet *Ancylus fuscus*. — Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist., V, 1921 (Lit.-Verz. 2788).

†) Anderson, Enquête et recherches sur la bilharziose en Tunisie. Arch. Pasteur de Tunis, XIII, 1923.

13. Viviparie.

Viviparie findet sich bei einer ganzen Anzahl Pulmonaten, meist ganz sporadisch, so daß selbst innerhalb einer Gattung eierlegende und lebendiggebärende Arten nebeneinanderstehen. Unter den Basommatophoren scheint Viviparie stets zu fehlen. Von den Soleoliferen ist bisher nur eine vivipare Vaginulide, *Vaginula zootoca*, aus Kamerun bekannt. In der Gruppe der Stylommatophoren fehlt bei den Nackt- und Halbnacktschnecken Viviparie, soweit wir wissen, immer. Anders bei den Gehäuseschnecken. Hier sind vivipar: manche Clausiliiden, Achatiniden, Achatinelliden, Tornatelliden, Amastriden (fast ausnahmslos), Partuliden, einige Pupiden, Stenogyriden, Ferussaciiden, manche Heliciden.

Die Zahl der im Uterus befindlichen Embryonen wechselt. So finden wir bei *Helix* (*Stylodon*) *studeriana*, nach Viguier (635), nur ein höchstens 2 Junge, während *Helix inaequalis* etwa 12 enthält (s. auch S. 668.) Crampton (2789*) stellte für *Partula clara* folgende Verhältnisse fest. Es enthielten:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Embryonen u. Eier
51	71	80	37	55	37	22	6	2	1	erwachsene Tiere.

Im allgemeinen sind die der Genitalöffnung zunächstliegenden Jungen am weitesten entwickelt, während die letzten noch auf dem Eistadium stehen können. Crampton beobachtete bisweilen Ausnahmen; so bei einer *Partula hyalina* die Reihenfolge:

x (= Embryo) x x Ei x x Ei.

Besonders bemerkenswert sind nun noch die Verhältnisse bei *Cochlitoma zebra*. Hier werden nach Longstaff (2128) Eier und Embryonen gleichzeitig abgesetzt. Er fand:

Cochlitoma zebra var. *obesa*: setzte am 29. IV. 16 Junge u. 30 Eier ab,
„ „ 4. V. 12 Junge u. zahlreiche Eier ab,

Cochlitoma zebra var. *fulgurata*: setzte am 4. V. 2 Junge ab,
„ „ 7. V. 70 Eier ab,
„ „ 15.—25. V. 6 mal je ein Ei ab.

Wir haben hier gleichsam eine Art Übergang, und es bliebe zu untersuchen, ob *Cochlitoma* die Fähigkeit besitzt, je nach den äußeren Bedingungen nur Eier zu legen oder nur Embryonen abzusetzen.

14. Variabilität.

Wenn wir hier auf die Variabilität der Pulmonaten eingehen, so können nur die wenigen Arbeiten Berücksichtigung finden, die tatsächlich Variationsstudien sind, d. h. Feststellungen an umfangreichem Material.

*) Crampton, H. E., Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*. The species inhabiting Tahiti. — Publ. Carnegie Inst. Washington, No. 228, 1916 (Lit.-Verz. 2789).

1. die Schale.

Lang (1950) stellte für *Cepaea hortensis* und *C. nemoralis* verschiedene Masse fest:

		M	H	D	$\frac{M}{D}$	$\frac{H}{D}$
Cepaea hortensis	Min.	6,9	7,9	11,7	0,3883	0,4270
	Max.	9,0	11,1	21,5	0,4382	0,5844
	Mittel	7,97	9,5	19,5	0,4100	0,4877
Cepaea nemoralis	Min.	8,9	11,3	22,6	0,3836	0,4858
	Max.	11,9	14,0	27,8	0,4571	0,5739
	Mittel	10,4	12,4	24,2	0,4269	0,5145

M = Mündungsbreite,
H = Spindellänge (Entfernung Nabel-Apex),
D = größter Durchmesser des letzten Umganges,
$\frac{M}{D}$ = Mündungsindex.
$\frac{H}{D}$ = Wölbungsindex,

Wenn also auch in verschiedenen Werten Transgressionen zu finden sind, so liegen doch die Mittelwerte, die etwa zwei Kurvengipfeln entsprechen könnten, deutlich voneinander getrennt, so daß allein daraus auf die Existenz zweier Arten geschlossen werden könnte.

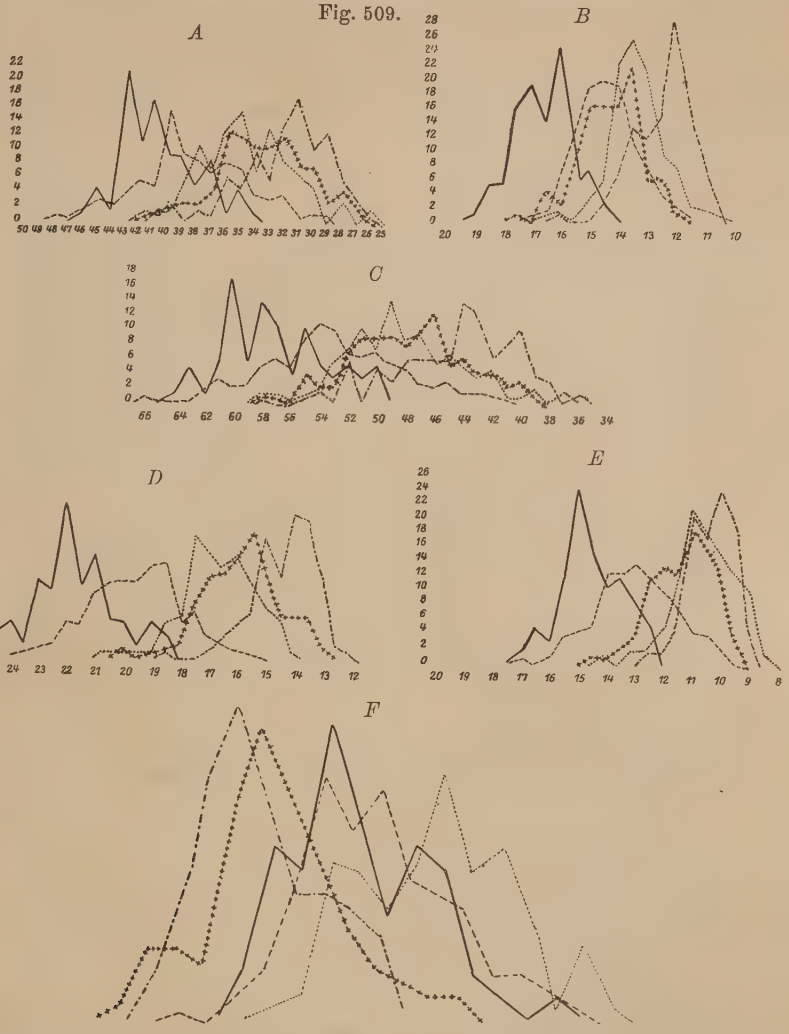
Ging Lang davon aus, für zwei schon immer als gesonderte Arten betrachtete Formen lediglich eine Vorstellung von der Variationsbreite zu gewinnen, so suchte Haniel (2790*) in einem umfangreichen Material von *Amphidromus* mit Hilfe der Schalenwerte möglicherweise Arten auseinanderzuhalten. Er hatte fünf nach Fundorten verschiedene Gruppen. Die Mittelwerte verschiedener Maße waren für diese:

Fundort:	Taiosapi	Ofu	Lili	Amarassi	Niki
Schalenhöhe H	40,5	38,4	33,8	33,6	32,3
Schalendicke D	16,6	14,4	13,1	14,2	12,4
absolute Schalengröße $H+D$	57,1	52,8	46,9	47,8	44,7
Schalenindex $\frac{H}{D}$	2,44	2,67	2,57	2,36	2,59
Mündungshöhe MH	21,6	19,7	16,3	15,8	14,2
Mündungsbreite MB	14,5	13,2	10,5	11,3	10,3
Mündungsindex $\frac{MH}{MB}$	1,49	1,48	1,55	1,40	1,37
Abstand der Endpunkte der Lippe	14,9	13,9	12,0	11,9	10,3
∢ der Mündungsebene zur Schalenachse	17°	19°	21°	23°	23°
Zahl der Windungen	6,2	6,2	5,9	5,8	5,8

*) Haniel, C. B., Variationsstudien an timoresischen *Amphidromus*arten. — Zeitschr. ind. Abst. Vererbgs.-L., XXV, 1921 (Lit-Verz. 2790).

Aus den einzelnen Messungen ergeben sich Kurven (Fig. 509 A—F), aus denen deutlich wird, daß die Variationsbreite innerhalb eines Fundgebietes

Fig. 509.



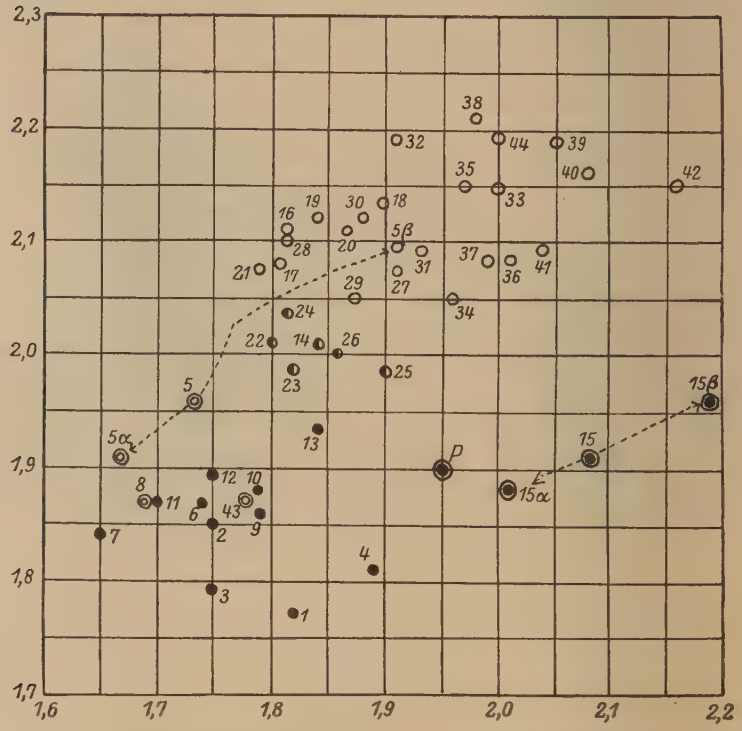
Variationskurven der *A*) Schalenhöhe, *B*) Schalendicke, *C*) absoluten Schalengröße (H + D), *D*) Mündungshöhe, *E*) Mündungsbreite, *F*) Mündungsindex $\frac{M\,H}{M\,B}$ von timoresischen *Amphidromus* verschiedener Fundorte: ———— Taiosapi; - - - - - - - Ofu; · · · · · · · · Lili; +++++++ Amarassi; - · - · - · - · - Niki. — Nach Haniel.

und die Transgression zwischen verschiedenen Fundorten meist ziemlich beträchtlich ist, daß aber die jeweils höchsten Gipfel der mehrgipfligen*)

*) Die mehrgipfelige Kurve ist hier kaum der Ausdruck einer Inhomogenität des Materiales, sondern nur die Folge eines Mißverhältnisses von Größe der Intervalle zur Genauigkeit der Messungen bei zu geringem Material.

Kurven sich stark verschieben und meist deutlich getrennt liegen. Geht also aus den Maßverhältnissen allein nicht hervor, ob eine oder mehrere verschiedene Formen oder eine zusammenhängende Formenkette vorliegt, so gewinnt man doch den Eindruck, daß jeder Fundort eine systematische Einheit ausmacht, Daß es sich tatsächlich um verschiedene Arten handelt, wird dann aus den anatomischen Feststellungen klar, besonders aus der Form des Penis.

Fig. 510.



Erklärung im Text (S. 1141). — Nach Zimmermann.

Betrachtet man nun obige Mittelwerte, so zeigt sich, daß in allen Maßverhältnissen die Reihe Taiosapi → Ofu → Lili sehr gut eingehalten wird. Trotzdem will Haniel keine Formenkette annehmen, da entsprechende Feststellungen an inneren Organen (s. u.) andere Reihen erforderten. Eine solche Begründung scheint mir nicht ganz zwingend, da nicht notwendigerweise alle Teile des Organismus gleichmäßig abzuändern brauchen.

In neuester Zeit hat nun Zimmermann (2791*) mit Hilfe statistischer Methoden die Frage nach der Artunterscheidung bei *Carychium* zu

*) Zimmermann, F., Untersuchungen über die Variabilität einiger Arten des Genus *Carychium* Müller. — Zeitschr. ind. Abst. Vererbgs.-L., XXXVII, 1925 (Lit.-Verz. 2791).

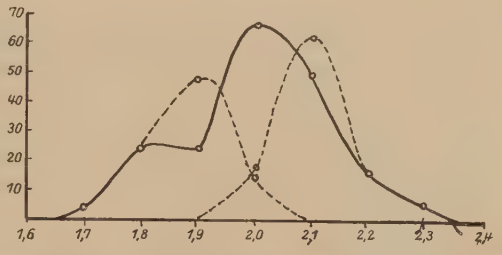
lösen gesucht. Das sehr zahlreiche, von 44 Fundorten stammende Material trägt er derart in ein Koordinatensystem auf, daß er das Mittel der Gehäusehöhe (H) der Exemplare eines Fundortes als Abszisse und das Mittel des zugehörigen Verhältnisses von Höhe zu Breite ($H:B$) als Ordinate benutzt. Die so erhaltenen Punkte (Fig. 510) entsprechen also der für den Fundort typischen Form, sofern es sich um einen Phänotypus handelt. Nun lassen sich unschwer gewisse Formengruppen umgrenzen.

a) Formengruppe des *Carychium minimum* (Fig. 510 ●): H und $H:B$ durchschnittlich kleiner als 1,9; Schale nur mit ganz schwachen Rippen. In dieser Gruppe fallen Stücke der oberitalienischen Fundorte (8 und 43) durch starke Rippenstreifung auf; sie werden dem *Carychium mariae* (Fig. 510 ◎) zugeordnet.

b) Formengruppe des *Carychium tridentatum* (Fig. 510 ○): H 1,8—2,3, im Mittel 1,95; $H:B$ 1,9—2,4, im Mittel 2,1; Schale nahezu glatt.

Zwischen beiden Typenpunktscharen schieben sich nun einige (13, 14, 22, 23, 24, 25, 26) ein, gleichsam als Übergangsglieder (Fig. 510 ◐). Zimmermann analysiert Nr. 22 und findet für $H:B$ aus der Korrelationstabelle 2, 24, 23, 69, 51, 16, 5, also eine zweigipfelige Kurve die sich auf Grund der Variationsbreiten in zwei Teilkurven trennen läßt (Fig. 511), die uns angeben, daß Probe 22 aus *Carychium minimum* und *C. tridentatum* gemischt ist. Genau so verhalten sich die Proben 14, 23—26. Für Probe 13 hingegen ergibt sich keine zweigipfelige Kurve, d. h. hier liegt ein einziger Phänotypus vor, den Zimmermann aus verschiedenen Gründen als Rasse dem *C. minimum* zuordnet. Eine Analyse der Probe 5 (Fig. 510 ◎) in gleicher Weise ergibt ein Gemisch aus *C. mariae* (5 α) und *C. tridentatum* (5 β). Ganz isoliert steht Probe 15 $+P$ (Fig. 510 ◉), die der Gehäuseform nach zum Kreis des *C. minimum*, der Höhe nach zu *C. tridentatum* gehört und deshalb als besondere Form, *C. paganetti*, betrachtet wird. Die Variabilitätskurve von H ist zweigipfelig und läßt zwei Rassen (15 α, β) unterscheiden. Ob eine solche rein variationsstatistisch durchgeführte Arttrennung richtig ist, müßte allerdings erst die anatomische Untersuchung bestätigen. Aber auch wenn von dieser Seite her eine Arttrennung abzulehnen wäre, so würden die Formenkreise als Rassen relativ gut gekennzeichnet bestehen bleiben, zumal eine leidlich gute Gebietstrennung parallel geht.

Fig. 511.



Zweigipfelige Kurve einer Population von *Carychium* (————), in zwei eingipfelige Kurven (- - - - - - -) aufgelöst. — Nach Zimmermann.

Unter einem anderen Gesichtspunkt behandelt dann Hoff (1940) die Variabilität der Schale einer Art, *Arianta arbustorum*; er bringt die Schale in Beziehung zum Kalkgehalt des Bodens und untersucht nur die Gewichtsverhältnisse. Schon Goldfuß (1418) suchte, wohl als erster, diesen Verhältnissen quantitativ näherzukommen. Er wählte von verschiedenen Fundorten je 25 gleichmäßig ausgebildete Stücke von *Arianta arbustorum* und fand: „Auf den kalkhaltigen Bodenunterlagen nehmen die Gehäuse dieser Art eine Derbheit und Dicke an, die in krassem Gegensatz steht zu den auf kalkärmeren Gebirgsformationen lebenden Individuen, was sich durch nicht unwesentliche Unterschiede im Gewicht der Gehäuse" (5 g auf Grauwacke, 32 g auf Muschelkalk) „dartut". Hoff versucht dasselbe für sein umfangreicheres, von ganz verschiedenen Fundorten stammendes Material und findet, daß die absoluten Schalengewichte durchaus nicht mit dem Kalkgehalt des Bodens in direkter Proportion stehen. So wogen:

25 Stücke von Davos, anstehender Kalk . . . . . 5,6 g
25 „ „ Christiania, kalkfreier Boden . . . . . 8,6 g
25 „ „ oberem Mausbachtal, Granitit . . . . . 11,3 g
25 „ „ Siegmündung, kalkfreier, sandiger Boden . . . . 15,1 g
25 „ „ Salzburg, Triaskalk . . . . . 24,7 g

Das von Goldfuß' Befunden abweichende Ergebnis erklärt sich daraus, daß die absoluten Schalengewichte die überaus starken Größenunterschiede der Tiere unberücksichtigt lassen. Goldfuß aber nahm Tiere, die auf relativ kleinem Umkreis gesammelt und in Form und Größe nicht sehr verschieden waren, daher also auch eine Proportionalität erkennen ließen. Hoff bezog deshalb also das Schalengewicht auf das Gesamtgewicht des Tieres. Ordnet er nun nach zunehmenden Gewichtsprozenten, so erhält er:

Fundort	Gesamtgewicht	Schalengewicht	Gewichtsprozente	Kalkgehalt des Bodens
Altenesch	2,257	0,346	15,35	kalkfrei
Plön	1,921	0,303	15,75	„
Obercassel	2,940	0,493	16,74	„
Christiania	1,910	0,343	17,93	„
Neckarhauser Wald . .	2,007	0,370	18,43	Sumpf auf Knollenmergel
Lübeck	2,132	0,399	18,73	kalkfrei
Unteres Mausbachtal . .	2,520	0,476	18,95	„
Oberes „ . .	2,169	0,454	20,92	„
Hohe Acht	1,940	0,414	21,30	Basaltverwitterungsboden
Erff	2,420	0,531	21,94	kalkfrei
Sieg	2,644	0,604	22,85	„
Obercassel, Riese . . .	4,056	0,970	23,91	„
Lülsdorf	2,854	0,705	25,05	„
Schwangau	1,622	0,418	25,13	anstehender Kalk
Salzburg	3,503	0,987	28,17	„ „
Leitmeritz	2,510	0,737	29,37	Kalkgeröll
Nymphenburg	1,871	0,591	31,59	„
Würmtal	2,084	0,654	31,38	„
Kopenhagen	2,029	0,692	34,09	Kalkschollen
Dobrač	1,258	0,443	35,20	anstehender Kalk
Pfüllingen	1,450	0,516	35,60	„ „

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, daß eine Abhängigkeit vom Kalkgehalt des Bodens besteht. Daß auch andere Außenfaktoren das Wachstum und damit die Bildung des Gehäuses beeinflussen können, sahen wir schon oben (s. S. 1101ff.). Auf die Formenketten oder Rassenkreise, die auf Grund der innerlich bedingten und durch Außenfaktoren beeinflußten Variationsbreite beruhen, kommen wir gleich zurück. Vorerst sollen noch andere Eigentümlichkeiten verschiedener Schnecken auf ihre Variabilität hin kurz gestreift werden.

2. Schalenzeichnung.

Die große Verschiedenheit der Bänderung bei *Cepaea*-Arten in Verbindung mit den verschiedenen Grundfarben Gelb und Rot ist schon lange bekannt. Hinsichtlich der Bänderung sind drei Variationsmöglichkeiten gegeben:

a) zwei oder mehrere benachbarte Bänder verschmelzen;
b) einige Bänder bleiben aus;
c) die relative Breite der Bänder variiert.

Der letzte Punkt ist meist nicht berücksichtigt worden. So kommt es, daß Pfeiffer nur 43 Variationsfälle aufzählt und Martens 47 theoretisch feststellt, während Rotarides (2792*) 127 berechnet, und zwar 15 „Verschmelzungsfälle", 31 „Ausbleibefälle" und 81 Fälle, wo sämtliche Bänder existieren, aber gegeneinander oder gegen einen bestimmten Zustand variieren (15 + 31 + 81 = 127). Die Zahl würde noch wesentlich höher steigen, wenn Verschmelzungs- und Ausbleibefälle mit den „Bänderbreiten" kombiniert würden.

Unter diesen Möglichkeiten treten einige Kombinationen besonders häufig auf. So ist bei *Cepaea nemoralis* die Form 00300 die häufigste, bei *C. hortensis* 00000 und 12345, bei *C. vindobonensis* $\widetilde{12345}$ und 10345.

Auf die Fragen der Vererbung der Bänder kommen wir später zurück. Wohl aber muß hier noch die mögliche Abhängigkeit vom Milieu des Fundortes berücksichtigt werden. Schilder (2793**) stellte zunächst nur fest, daß die relative Häufigkeit der Bändervariationen an den einzelnen Fundorten gänzlich verschieden sei. Später glaubte Schilder (2794***) gewisse Zusammenhänge vermuten zu können; so dürften die gelben Formen eher an trocknen Orten leben, die fünfbändrigen mehr in Wald und Gebüsch. Genauer ist Rotarides (2792) der Frage nachgegangen. Er sammelte in einem nassen und einem trockneren Waldgebiet. Die Tiere des ersteren Fundortes neigten mehr zu Melanismus

*) Rotarides, M., Über die Bänder-Variationen von *Cepaea vindobonensis* Fér. — Zool. Anz., LXVII, 1926 (Lit.-Verz. 2792).

**) Schilder, F., Über die Bänder-Variationen unserer *Cepaea*-Arten. — Arch. Mollkd., LV, 1923 (Lit.-Verz. 2793).

***) Schilder, F., Zur Variabilität von *Cepaea*. — Zeitschr. ind. Abst. Vererbgs.-L., XXXIX, 1925 (Lit.-Verz. 2794).

als die des letzteren. Rotarides sucht dies, wohl mit Recht, dadurch zu erklären, daß die kühlere, nahrungsreichere Umgebung des nassen Gebietes eine reichere Anhäufung des Pigmentes fast reaktionsgemäß bedingt, aber vielleicht auch ein geeigneterer, formenbildender Faktor zum Hervorbringen von Variationsextremen ist.

Eine kaum geringere Variabilität der Farbe und Bänderung findet dann auch Haniel bei den *Amphidromus*-Formen.

Von den inneren Organen sind auf ihre Variationsbreite hin nur wenige untersucht worden.

3. Der Oberkiefer.

Schon Kobelt (847) suchte bei *Cepaea hortensis*, *nemoralis* und *sylvatica* festzustellen, ob die Zahl der Kieferleisten, unter denen man starke (am Kieferrand vorspringende) Hauptleisten und schwächere Nebenleisten unterscheiden kann, bei den einzelnen Arten konstant sei. Es besaßen je 100 (bei *sylvatica* 50) Tiere:

Es besaßen	*Cepaea nemoralis*	*Cepaea hortensis*	*Cepaea sylvatica*	*Cepaea nemoralis*	*Cepaea hortensis*	*Cepaea sylvatica*
	Hauptleisten			alle Leisten		
2 Leisten	6	55	18	1	13	7
3 „	28	27	23	9	28	19
4 „	44	16	8	41	46	21
5 „	13	1	1	32	7	3
6 „	6	1	—	13	1	—
7 „	2	—	—	3	5	—
9 „	1	—	—	1	—	—
Mittel	4,06	2,66	3,3	4,61	3,7	3,4

Die Zahlen sind in Fig. 512 kurvenmäßig wiedergegeben. Kobelt kommt daraufhin zu dem Schluß, „daß ein durchgreifender Unterschied dieser drei Arten wenigstens in der Weise nicht besteht, daß man nach einem einzelnen Kiefer mit Sicherheit oder auch nur mit großer Wahrscheinlichkeit die Art bestimmen kann, von der er stammt, daß aber bei Untersuchung größerer Mengen sich dennoch für jede Art ein bestimmter Typus herausfinden läßt".

Für timoresische *Amphidromus*-Arten stellte Haniel (2790) verschiedene Werte fest. Die Mittelwerte der Stücke verschiedener Fundorte sind:

Tier von:	Leistenzahl (Mittel)	Länge*)		Breite*)	
			Mittel		Mitttel
Ofu	14,18	42,8—60,0	54,30	8,6—13,6	11,18
Oisau-Lili	17,04	28.2—53,2	41,40	5,2—10,7	7,70
Amarassi	21,00	50,5—54,0	52,25	10,6—12,1	11,35
Niki-Niki	19,80	34,5—45,2	40,10	7,4— 9,4	8,68
Niki (Nr. 39)	14,00	50,0	50,00	11,0	11,00

*) In Millimeter bei einer Vergrößerung von 18,4.

Auch hier wird erkennbar, daß trotz aller transgressiven Variabilität der Durchschnittswert der Formen verschieden ist, aber als unterscheidendes Merkmal kann die Leistenzahl ebensowenig gelten wie die Größenverhältnisse. Eine Korrelation zur Schalengröße fehlt auch. Ähnliche örtliche Unterschiede in der Größe und in den Querleisten der Oberkiefer findet dann auch Hoff (1940) bei *Arianta arbustorum*, jedoch auch hier transgredierend. Im allgemeinen aber geht die Größe der Kiefer der Tiergröße parallel, und die Größe pro Gewichtseinheit des Tieres nimmt mit zunehmendem Tiergewicht ab.

Fig. 512 *A*.

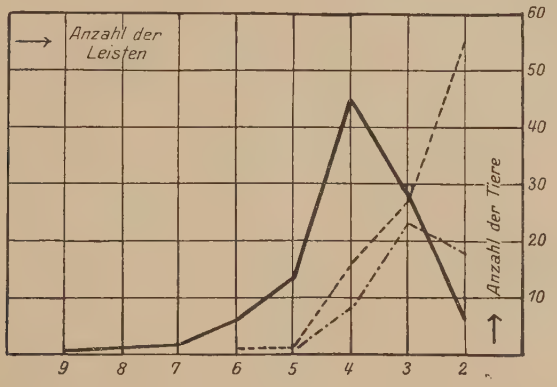
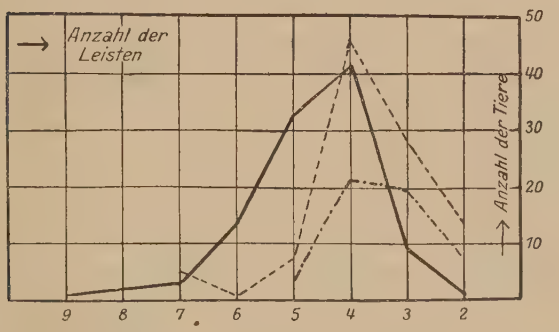


Fig. 512 *B*.



Kurven der Kieferleisten. In *A*) der Hauptleisten, in *B*) aller Leisten.
——— *Cepaea nemoralis*, - - - - - - - *Cepaea hortensis*, - · - · - · - · - *Cepaea sylvatica*.

4. Die Radula.

Während Bowell (2224) der Ansicht ist, daß die Zahl der Zähne irgend einer Radula von verhältnismäßig geringer Bedeutung sei, macht Simroth (S. 325) darauf aufmerksam, daß sich bei den europäischen *Helix*-Gruppen ein geographischer Unterschied bemerkbar mache. Er hat wohl auch als erster (1013) bei einigen Vaginuliden eine bestimmte Beziehung zwischen Zahl und Größe der Zähne zu der Körperform festzustellen gesucht, und zwar soll die Anzahl der Zähne einer Querreihe mit der „Dicke“ der Tiere in Korrelation stehen:

(*Vaginula hennigi* =) *Semperula maculata,*	flach	65	Zähne pro Querreihe
(*Vaginula hedleyi* =) *Sarasinula plebeja.*	dicker	105	
(*Vaginula leydigi* =) *Meisenheimeria alte,*	sehr dick	115	

Dazu noch folgende Übereinstimmung:

	S. maculata	*S. plebeja*	*M. alte*
Zahnlänge	3,3 :	5,0 :	6,0
Größter Körperlängsschnitt .	3,3 :	5,4 :	6,0

Diese Werte können schwerlich Anspruch auf allgemeine Gültigkeit machen, da sie nur an ganz wenig Tieren gewonnen worden sind. Genauer behandelt Haniel (2790) für *Amphidromus* die Frage. Er findet örtliche Unterschiede, die aber mehr oder weniger transgredieren. Auch scheint bis zu einem gewissen Grade die Größe der Zahnzahl mit der Größe der Schale parallel zu gehen. Auch Hoff (1940) findet bei *Arianta* örtlich transgredierende Unterschiede in der Anzahl der Zähnchen, die absolut im allgemeinen mit der Größenzunahme des Tieres zu-, pro Gewichtseinheit aber bei Gewichtszunahme abnimmt. So scheinen also alle diese Ergebnisse letzten Endes Bowell's Annahme recht zu geben. Ebensowenig kann den Zahngrößen eine wesentlichere Bedeutung zukommen (Haniel, Hoff).

Anders aber vielleicht die Zahnform. Haniel fand, daß die 5 Formen typische und voneinander abweichend geprägte Zähne besitzen, wenngleich auch die Unterschiede nicht immer ganz leicht zu fassen sind. Auch Hoff gibt eine nicht wesentlich geringere Variabilität der Zahnform bei *Arianta* an, doch finden sich hier mehr Transgressionen.

5. Der Geschlechtsapparat.

a) der Liebespfeil.

Genauere Untersuchungen über die Variabilität für eine Art hat wohl nur Hoff bei *Arianta* angestellt. Bei 67 Messungen beträgt in μ:

	Länge	Breite der Schneide	Breite der Krone	Relative Länge*)
Min.	4396,5	358,5	348,7	1,22
Max.	5221,0	561,0	675,8	2,87
Mittel	4808,7	459,7	512,2	2,05

Er fand, daß die absolute Länge des Pfeiles in nur geringem Zusammenhang mit der Größe des Tieres steht, daß aber die relative Länge mit zunehmendem Tiergewicht abnimmt.

Bei *Cepaea hortensis* und *C. nemoralis* zeigt nach Lang (1950) der Liebespfeil im Gegensatz zu den übrigen Teilen des Genitalapparates typische, nicht transgredierende Unterschiede.

*) Länge pro mg des Tiergewichtes.

b) die übrigen Teile des Genitalapparates mit Ausnahme des Penis.

Lang suchte für *Cepaea hortensis* und *C. nemoralis* Unterschiede; doch fand er solche höchstens in Länge, Form und Art der Verzweigung der Glandulae mucosae. Ein sicheres Merkmal aber geben auch sie nicht ab, da die einzelnen Befunde stets mehr oder weniger transgredieren. Auch Haniel konnte bei *Amphidromus* weder in der Form noch in den Maßen unterscheidende Merkmale auffinden. Am ehesten waren die Maße des Flagellum für eine Abgrenzung brauchbar, da hier bei gewissen Formen vor allem bei Berücksichtigung der Tiergröße, fast keine Transgressionen auftraten. Innerhalb der einzelnen Gruppen aber war die Variationsbreite relativ groß. So variierte die Länge des Flagellum von der Penisscheide bis zur Einmündung des Vas deferens bei Tieren von:

Ofu	zwischen	5	und	12 mm,
Lili	„	2,5	und	6 mm,
Niki	„	5	und	9 mm.

c) Der Penis.

Nach Haniel ist der Penis ein ganz typisches, nicht transgredierendes Unterscheidungsmerkmal verschiedener Gruppen, so daß diese jeweils Artcharakter besitzen. Über die Variabilität innerhalb der Arten finden wir keine Angaben.

6. Zellelemente.

Inwieweit nun auch an einzelnen Zellelementen eine Variabilität auftritt, suchte Hoff (1940) bei *Arianta* festzustellen, und zwar prüfte er

a) die Riesenzellen im Zentralnervensystem. Die Größe der Kerne dieser Zellen der Cerebralganglien gehen der Größe des Tieres nur undeutlich parallel; doch ist auffallend, daß die rechten stets kleiner sind als die linken. In den Bukkalganglien nimmt die Durchschnittsgröße der Nervenelemente mit zunehmendem Körpergewicht zu.

b) Odontoblasten. Maximale Größe dieser Zellen und Durchschnittsgröße von deren Kernen gehen dem Gewicht des Tieres undeutlich parallel.

Allgemein läßt sich sagen, daß die Variabilität dieser Zellelemente relativ sehr groß ist; doch darf man nicht außer acht lassen, daß bei diesbezüglichen Untersuchungen die Fehlerquellen recht beträchtlich sind.

15. Formenketten oder Rassenkreise.

Die oft so weitgehende Variabilität der Schale, des wesentlichsten Artcharakteristikums vor allem bei den älteren Autoren, hat wiederholt zur Aufstellung besonderer Arten geführt, deren Berechtigung auf Grund neuerer anatomischer Forschung nicht so ohne weiteres anerkannt werden kann. Aber auch dort, wo anatomische Untersuchungen noch ausstehen, sind wiederholt schon zwischen zwei Schalentypen, die nebeneinandergestellt

als Vertreter zweier Arten erscheinen, alle erdenklichen Übergänge gefunden worden. P. u. F. Sarasin (1646) haben solche Reihen als Formenketten bezeichnet, und Rensch (2795*) führt dafür neuerdings den Begriff „Rassenkreis“ ein. Betrachten wir nur die Pulmonaten, so hat wohl als erster Kobelt (2796**) eine solche Formenkette angenommen zwischen der flachen, scharfgekielten (*Iberus*) *Murella scabriuscula* und der hochgewundenen, ungekielten (*Iberus*) *Murella globularis*. Eine ganz ähnliche Formenreihe gibt später Boettger (1919) für *Iberus gualterianus* an. Weitere solche Rassenkreise haben dann vor allem P. u. F. Sarasin aufgedeckt. So die Formenkette der *Nanina* (*Xesta*) *cincta****) (f. *typica* —> f. *mongondica* —> f. *limbifera*), die auf Celebes von Ost nach West verläuft, die Formenkette der *Planispira zodiacus* und *Planispira bulbulus* von Süd nach Nord, oder die kleineren Rassenkreise der *Obba listeri* und *Obba papilla*. Ein Rassenkreis liegt ohne Zweifel auch bei den *Bulimella*-Arten von Ohau (Hawaii-Inseln) vor, obgleich Gulik (48) eine solche Annahme nicht streng durchführt. Er weist aber auf nahe Zusammengehörigkeit hin und auch darauf, daß die Umgebung und besonders die Isolation zur Bildung besonderer Formen geführt habe. Ob freilich die Isolation dabei wirklich solch eine Rolle spielt, muß bezweifelt werden. Jedenfalls mahnt schon Plate (360/361) zur Vorsicht bei der wohl eingehendsten Analyse einer Formenkette, den *Cerion*-Landschnecken der Bahama-Inseln. Hier lassen sich deutlich östliche und westliche Formen trennen, deren Grenze etwa mit dem 77. Grad West zusammenfällt. „Auf dieser mittleren Zone leben primitive Formen mit etwa 26 mittelstarken Rippen auf der vorletzten Windung — und einfarbig brauner, höchstens auf den Rippen hellerer Färbung Nach Westen zu sinkt die Zahl der Rippen unter gleichzeitiger Verdickung derselben, nach Osten zu werden die Rippen zahlreicher und dabei immer feiner, bis sie schließlich verschwinden und zu Formen mit glatter oder nur undeutlich gestrichelter Oberfläche führen. Beide Entwicklungswege stimmen darin überein, daß das Pigment schließlich verschwindet und die Schalen rein weiß werden“ (Fig. 513). Als Ursachen für diesen Formenreichtum nimmt Plate folgende an: Labilität des Keimplasmas, welches durch kleine, aber andauernde, d. h. in allen Generationen auftretende, äußere Faktoren verändert wird, Selbständigkeit der verschiedenen Schalencharaktere, welche sich unabhängig voneinander verändern können, klimatische Faktoren (Niederschlag), lokale Unterschiede des Bodens und der Vegetation und Isolation vieler „Kolonien“ von Tieren nicht nur auf verschiedenen Inseln,

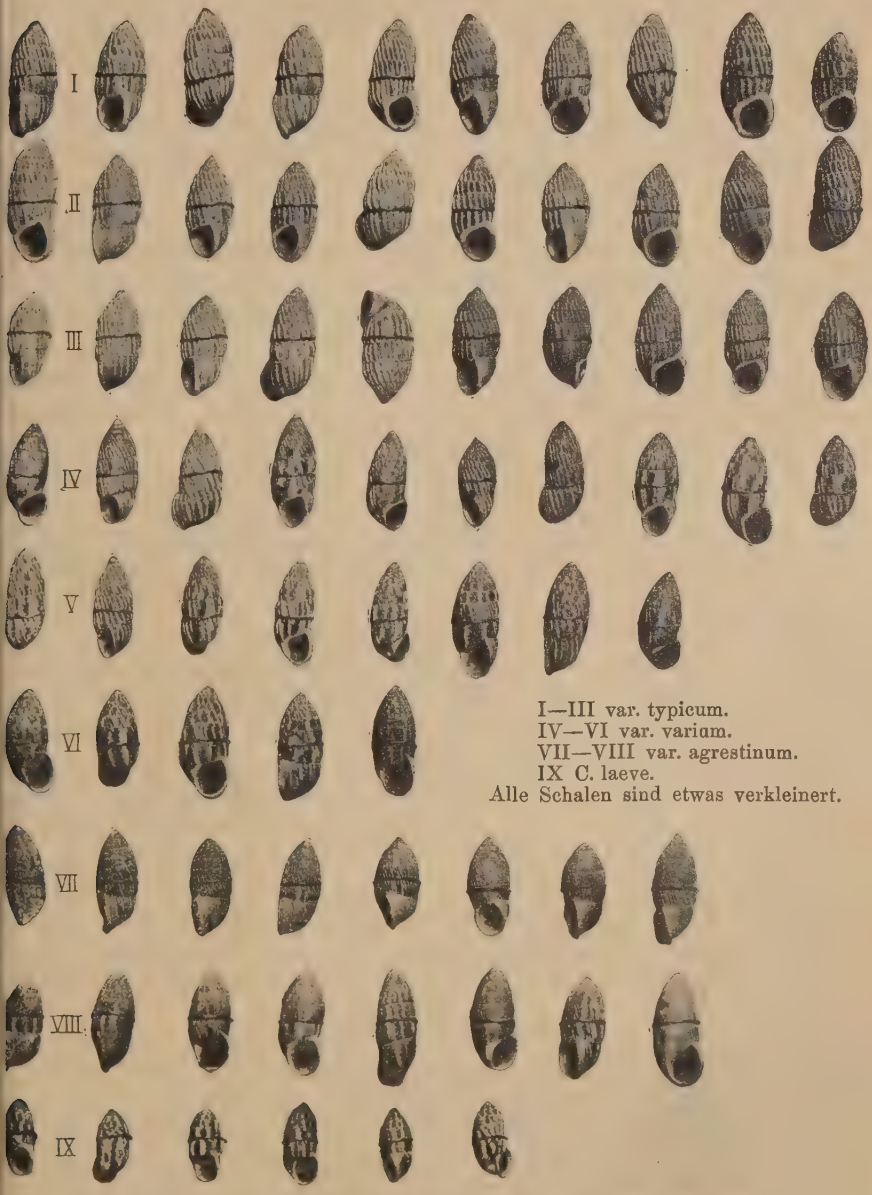
*) Rensch, B., Rassenkreisstudien bei Mollusken. I. Der Rassenkreis der Felsenschnecke *Campylaea zonata* Studer. — Zool. Anz., LXVI, 1926 (Lit.-Verz. 2795).

**) Kobelt, W., Exkursionen in Süditalien. 4. Die sizilianischen *Iberus*. — Jhrb. Deutsch. Malak. Ges. VIII, 1881 (Lit.-Verz. 2796).

***) Die gleiche Art auch nach Boettger (2577) als Formenkette im Malayischen Archipel. Dazu der Formenkreis von *Sulcobasis concisa* nach Boettger (Boettger, C. R., On *Sulcobasis concisa* and its nearest allies. — Proc. Malacol. Soc. London, XI, 1914 [Lit. Verz. 2796a]).

sondern häufig in verschiedenen Gebieten derselben größeren Insel. Jede Kolonie bildet mit ihren Mitgliedern eine Paarungsgemeinschaft, die vor der Vermischung mit anderen Lokalformen bewahrt bleibt. Selektion hin-

Fig. 513.



I—III var. typicum.
IV—VI var. varium.
VII—VIII var. agrestinum.
IX C. laeve.
Alle Schalen sind etwas verkleinert.

Formenkette von *Cerion glans* Küster in der Richtung von West nach Ost auf New Providence (I—VIII) und Eleuthera (IX). — Nach Plate.

gegen dürfte keine Rolle spielen. Plate kommt also zur Annahme einer relativ starken Beeinflussung durch äußere Faktoren, während P. und F. Sarasin diesen nur eine untergeordnete Bedeutung zuschreiben und den Hauptwert auf innere Ursachen legen. Hier bedarf es erneuter Beobachtungen und experimenteller Untersuchungen; immerhin scheinen Plates Annahmen mit einiger Modifikation doch mehr für sich zu haben.

Fig. 514.

Verbreitung von *Partula suturalis vexillum* und *P. s. alternata* auf Moorea. A) im Jahre 1875 nach Garett's, B) im Jahre 1925 nach Crampton's Befund. — Nach Crampton.

In neuerer Zeit nun hat Crampton (2789, 2797*), 2798**) an umfangreichem Material *Partula*-Formen statistisch behandelt. Zwar trennt er die Formen meist spezifisch, doch scheinen hier viel größere Formenkreise vorzuliegen. Am deutlichsten wird dies z. B. bei *Partula otoheitana*. Es ist bedauerlich, daß Crampton das Problem des „Rassenkreises" nicht so berücksichtigt hat, wie es bei dem ungeheuren Material hätte vielleicht mit Erfolg geschehen können. Von besonderem Interesse ist aber bei seinen Arbeiten ein Vergleich mit älteren Befunden von Garrett (2799***), Hartmann (241/243) und Mayor (76, 2800†), wobei für einzelne Arten eine Änderung hinsichtlich Form, Anzahl und Wohngebiet innerhalb relativ weniger Jahre

*) Crampton, H. E., Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*. — The species of the Mariana Islands, Guam and Saipan. — Publ. Carnegie Inst. Washington, No. 228a, 1925 (Lit.-Verz. 2797).

**) Crampton, H. E., Contemporaneous organic differentiation in the species of *Partula* living in Moorea, Society Islands. — Amer. Natural., LIX, 1925 (Lit.-Verz. 2798).

***) Garrett, A., The terrestrial Mollusca inhabiting the Society Islands. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, IX, 1884 (Lit.-Verz. 2799).

†) Mayor, A. G., Some species of *Partula* from Tahiti. A study on variation. — Mem. Comp. Zool. Cambridge, XXVI, 1902 (Lit. Verz. 2800).

klar hervortritt. So trat *Partula clara* im Vaihiri-Tal (Tahiti) nach Garrett nur sehr selten auf (nur 3 Stück gefunden). Mayor fand schon 61 (10% aller Formen des Tales) und Crampton 619 (23% aller Formen). Zugleich kann Crampton nicht weniger als 6 Typen (*parva, incrassa, minor, angusta, prima, marmorata*) deutlich trennen. Nicht weniger auffallend ist das Verhalten der *Partula suturalis vexillum* und *P. s. alternata* auf Moorea; letztere ist nur rechts-, erstere rechts- und linksgewunden. Garrett fand nur ein relativ kleines Wohngebiet (Fig. 514 A); nach Crampton (2798) aber hat *P. suturalis vexillum* die ganze Insel besiedelt (Fig. 514 B) und zwar derart, daß die linksgewundene Form stets der rechtsgewundenen vorauseilt. *P. suturalis alternata* dagegen hat ihr Gebiet unverändert beibehalten. So sehen wir hier gleichsam vor unseren Augen das Entstehen von Formenketten und Rassenkreisen.

Als Ursache einer Umbildung einer Varietät bzw. Rasse in die andere meint Crampton äußere Faktoren fast ganz vernachlässigen zu können; er sucht den Grund fast lediglich in der Konstitution der Tiere.

Rensch (2795) hat nun kürzlich die *Campylaea*-Arten *zonata, ichthyomma* und *planispira* ebenfalls zu einem Rassenkreis zusammengefaßt, wobei er zugleich darlegte, daß die geographischen Übergangsgebiete Formen aufwiesen, die auch in der Anatomie (Glandulae mucosae) deutliche Übergänge erkennen ließen. Demgegenüber hat aber schon Gaschott (2801*) in den Schieferalpen Kärntens *Campylaea planispira* und *C. ichthyomma* nebeneinander gefunden ohne Übergänge, d. h. unter strenger Wahrung ihrer Gehäusecharaktere und ohne Vermischung.

Noch entschiedener wendet sich gegen Rensch's Ausführungen Boettger in einer soeben erschienenen Arbeit (2801 a**). Die Gestalt der Glandulae mucosae ohne Berücksichtigung möglichst aller anderen äußeren und inneren Organe kann nicht solche Schlußfolgerungen sicher zulassen, wie sie Rensch gezogen hat. Boettger führt dies durch und stellt fest, daß die drei von Rensch zu einem Rassenkreis zusammengefaßten Campylaeen drei sicher scharf getrennte Arten sind, die sogar verschiedenen Gattungen angehören. Es sind dies *Helicigona (Chilostoma) foetens, Helicigona (Arianta) zonata* und *Campylaea (Campylaea) planispira.*

Diese Tatsache zeigt, wie schwer es sein kann, zu unterscheiden, was wir schon als Art, was noch als Rasse abgrenzen dürfen und wie nötig die Kenntnisse der Variabilität sind. Es müßte dann aber auch nach Möglichkeit das biologische Experiment herangezogen werden.

15. Vererbung.

Zu vererbungswissenschaftlichen Versuchen sind gerade die Pulmonaten wiederholt herangezogen worden. Wir können diese Untersuchungen in 3 Gruppen einteilen:

*) Gaschott, O., Rassenkreis *Campylaea zonata zonata* Studer? — Zool. Anz. LXX, 1927 (Lit.-Verz. 2801).

**) Boettger, C. R., Die hornfarbenen Landschnecken der Unterfamilie *Campylaeinae* im Alpengebiet. — Zool. Anz., LXXII, 1927 (Lit.-Verz. 2801 a).

A. Vererbung irgendwelcher Merkmale (außer Schalenwindung);
B. Vererbung der Schalenwindungen;
C. Hybridation.

A. Vererbung von Merkmalen (ausgenommen die Schalenwindungen).

1. Basommatophoren.

Für Süßwasserpulmonaten sind wohl nur einige wenige ganz kürzlich erschienene Versuche von Crabb (2802*) zu nennen. Er fand unter einer größeren Anzahl von Wild- und Kulturformen folgende Abnormitäten:

I. *Lymnaea stagnalis appressa*

a) bei halberwachsenen Tieren eine gekerbte Schale; die Kerbe war bei den Erwachsenen noch als Narbe erkennbar;
b) der linke Tentakel trug an seiner medialen Seite eine Seitenzacke;
c) der rechte Tentakel gespalten.

II. *Physa gyrina*

a) der rechte Tentakel an der Medialseite mit Seitenzacke;
b) gewundene statt nierenförmige Eimasse, dabei
b_1) ein Tier zugleich mit schwarzem Penis.

Crabb brachte nun die verschiedenen Formen gegenseitig zur Begattung (z. B. Ib × Ic; IIb × IIb_1). In keinem Falle fand sich das Merkmal bei den Nachkommen. Eine Ausnahme macht nur die *Physa* (IIa). Hier fand sich unter den Nachkommen ein Exemplar, das das Merkmal der Mutter zeigte, dazu aber noch einen kleinen Seitenast an der Basis des linken Tentakels. Crabb schließt daher, wohl mit Recht, daß dies nur ein Zufallsergebnis sei. Als Ursache müssen wohl äußere Faktoren angenommen werden.

2. Stylommatophoren.

Für die Stylommatophoren beziehen sich Vererbungsversuche fast ausschließlich auf Farbe und Bänderschmuck (Baudelot 438, Arndt 431, Seibert 602, Schumann 600, Brockmeier 14, 2783, Hartwig 517/518). Diese älteren Untersuchungen sind überholt durch die bekannten Versuche von Lang an *Cepaea hortensis* und *nemoralis* (64, 552, 1950, 1951). Die Ergebnisse seiner umfangreichen Züchtungen sind:

1. Albinismus rezessiv gegenüber jeder Pigmentierung;
2. Bänderlosigkeit dominiert über Bändrigkeit;
3. Minderbändrigkeit dominiert über Mehrbändrigkeit;
4. Blaß- und leichte Tüpfelbändrigkeit dominiert über Voll- und Scharfbändrigkeit;
5. Breitbändrigkeit dominiert über Schmalbändrigkeit;
6. Rotfärbung dominiert über Gelbfärbung.

Auf Grund dieser Dominanzverhältnisse mußte sich also die Querstreifung als Kreuzungsnovum ergeben, wenn ein tüpfelbändriges mit einem verschmolzenbändrigen Exemplar gepaart wird. Tatsächlich erhielt Lang

*) Crabb, E. D., Genetic experiments with pond snails *Lymnaea* and *Physa*. — Amer. Natural., LXI, 1927 (Lit.-Verz. 2802).

(2783) in der Nachkommenschaft solcher Eltern stets einige typisch quergebänderte Tiere.

Für *Amphidromus* kommt Haniel (2790) lediglich theoretisch zu der Vermutung, daß das hier scheinbar recht komplizierte Zeichnungsbild von nur relativ wenig Faktoren bedingt wird und zwar durch die Anlagen für Band 1, 2 und 3, durch die Anlage der Art des Wachsens und des Auflösens der Bänder und durch einen Faktor, der die Quantität des Pigmentes regelt.

Auch Crampton (2797) versucht aus der Bänderung der dem Uterus des Muttertieres entnommenen jungen *Partula*-Arten auf die Vererbung Rückschlüsse zu ziehen. Wenn auch, wie er selbst sagt, Züchtungsexperimente eine Bestätigung erbringen müßten, so scheint doch auf Grund des statistisch gewonnenen Materiales wenigstens bei *Partula otoheitana rubescens* und *P. o. crassa occidentalis* Rotfärbung über Gelbfärbung und bei *Partula otoheitana affinis* und *P. o. sinistrorsa* Bänderlosigkeit über Bändrigkeit zu dominieren.

Der rezessive Faktor für Albinismus kommt nun, nach Lang (2783), wie bei allen Tieren, stets nur homozygot vor. Eine Kreuzung zweier Albinos muß also stets z. T. wieder reinzüchtende Albinos hervorbringen. Tatsächlich konnte Honigmann (1943) den Albinismus der *Lymnaea stagnalis bungei* bis zur dritten und vierten Generation züchten. Auch Stellfox (1978) bestätigt den rezessiv homozygoten Charakter. Er kreuzte *Helix aspersa typica* mit *Helix aspersa exalbida* und erhielt in F_2 72 *exalbida* zu 239 *typica*, während theoretisch 77,75 *exalbida*: 233,25 *typica* zu erwarten waren, also eine gute Übereinstimmung. Später glaubt er (1979) nun neben dem Albinofaktor noch einen solchen für bandlos annehmen zu müssen, der rezessiv sei. Die Experimente lassen aber die Notwendigkeit einer solchen Annahme nicht klar erkennen.

Ganz allgemein stellte Künkel (2119) durch seine umfangreichen Züchtungen fest, daß bei den Landpulmonaten Farbe und Zeichnung vererbt werden, durch äußere Faktoren aber bis zu einem gewissen Grade beeinflußt werden können.

B. Vererbung der Schalenwindungen.

Die Mehrzahl der Pulmonaten ist, wie schon oben (S. 1098) erwähnt wurde, rechtsgewunden. Nehmen wir dies als das Normale, so zeigen eine geringere Zahl eine Inversion, d. h. Linkswindung. Diese tritt aber artcharakteristisch auf, d. h. regelmäßig, und Pelseneer (2784) nennt solche Fälle „spezifische Inversion". Da wir nun solche spezifische Inversion oft nur bei einer einzigen oder einigen wenigen Arten einer sonst rechtsgewundenen Gruppe finden, könnte sie als Mutation gelten und wäre dann als solche erblich. Daß sich die normale Rechtswindung und die spezifische Inversion tatsächlich vererben, bedarf keines besonderen Beweises, wir verwenden ja ihr Auftreten als Artcharakteristikum.

Nun finden sich aber unter den normalen Formen bisweilen solche mit anomaler Inversion (s. die Zusammenstellung oben S. 1098). Wir be-

zeichneten sie als teratologisch und wollen sie hier mit Pelseneer „individuelle“ oder „zufällige Inversion“ nennen. Diese zufällige Inversion nun ist sicher in vielen Fällen nicht erblich. Schon Chemnitz (1164) stellte fest, daß linksgewundene *Helix pomatia* stets rechtsgewundene Nachkommen hatten. Lang (550) und Künkel (547) bestätigten dies, und für *Helix aspersa* muß nach Sanier, Gassies und Hele (fide Pelseneer 2784) das gleiche gelten. Somit scheint also die zufällige Inversion nicht erblich zu sein, d. h. sie würde nur eine Fluktuation oder Modifikation darstellen. Nun berichtet aber Jeffreys*), daß er im Garten d'Orbigny's in La Rochelle eine Kolonie linksgewundener *Helix aspersa* gesehen habe. Leider ist er auf die Sache nicht weiter eingegangen. Ferner wurde in Irland ein Fund von etwa 2000 fossilen linksgewundenen *Cepaea nemoralis* gemacht. Hier scheint die Annahme einer bloßen Modifikation kaum zu Recht zu bestehen. Zudem gelang es Trechman (2803**) wiederholt, aus linksgewundenen *Lymnaea peregra* neben rechts- auch linksgewundene Nachkommen zu erzielen, und Collin (2804***) erhielt von linksgewundenen *Lymnaea stagnalis* stets wieder nur linksgewundene Nachkommen. Hiernach kann also nicht ohne weiteres behauptet werden, daß individuelle Inversion nie erblich sei. Da gilt es zunächst einmal festzustellen, wie sich denn individuelle und spezifische Inversion zueinander verhalten. Wir können darin Pelseneer folgen, der diese Frage zuletzt ausführlich behandelt hat.†) Er sucht folgende drei Punkte festzustellen:

1. Sind zwischen beiden Arten der Inversion morphologische Unterschiede, sowohl bei den erwachsenen Tieren wie bei dem sich furchenden Ei?

Bei Erwachsenen ist kein morphologischer Unterschied. In jedem Falle liegt ein typischer Situs inversus viscerum vor. Ebenso herrscht wohl völlige Identität hinsichtlich der Furchung, die bei normal linksgewundenen Formen laeotrop ist. Für individuell invertierte Pulmonaten liegen zwar keine diesbezüglichen Untersuchungen vor; doch gibt Pelseneer für *Pterotrachea* an, daß gelegentlich oder anomal Laeotropie zu finden ist. Beide Arten der Inversion dürften also in dieser Hinsicht völlig identisch sein.

2. Gibt es in der Natur Zwischenstufen zwischen spezifischer und individueller Inversion?

Zwischen spezifischer und individueller Inversion herrscht keine absolute Diskontinuität; denn es gibt Übergangsformen, bei denen normalerweise Rechts- und Linkswindung auftritt, d. h. wo das gleiche Eltertier

*) Jeffreys, British Conchology, p. 182.

**) Trechman, *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum* in Durham. — The Naturalist, 1906 (Lit.-Verz. 2803).

***) Collin, Sur la *Limnaea stagnalis* L. et sur ses variétés observées en Belgique. — Ann. Soc. Malac. Belgique, VIII, 1873 (Lit.-Verz. 2804).

†) Vergleiche hierzu auch: Ancey, C. F., Observations sur les Mollusques gastéropodes sénestres de l'époque actuelle. — Bull. Sci. France Belgique, XL, 1906 (Lit.-Verz. 2805).

normalerweise Nachkommen beider Windungsrichtungen gleichzeitig hervorbringt. Pelseneer nennt solche Formen „amphidrom“. Derartige Amphidrome sind:

Ariophanta amphidroma, janus;
Dyakia lindstedti;
Orthalicus incisus, loroisianus, perversus, regalis, reginus;
Amphidromus perversus und zahlreiche andere Arten der Gattung;
(Helix) Corilla refuga;
Partula otoheitana, suturalis und andere der Gattung;
Buliminus (Ena) candelaris, purus, reversus, rufigastricus und andere;
Pupoides contrarius, pacificus;
Achatinella s. l., die Mehrzahl von *Auriculella, Achatinellastrum, Bulimella*, einige *Partulina (P. dubia, perdix, variabilis, virgatula)*;
Tornatellina cumingiana;
Clausilia spec., besonders *Alopia fussiana, leucostigma, straminicollis* und andere;
Balea lactea;
Lymnaea ohaouensis, reticulata, rubella (der Hawaii-Inseln) und andere.

Das Verhalten dieser amphidromen Arten ist aber durchaus nicht überall das gleiche. Pelseneer scheidet eine ganze Anzahl Typen:

a) Rechts- und linksgewundene Arten sind im ganzen Gebiet ihrer Verbreitung regelmäßig gemischt; so *Ariophanta, Orthalicus, Lymnaea* der Hawaii-Inseln.

b) Die beiden Formen sind in verschiedenen Gebieten rassenartig lokalisiert. So ist *Pupoides pacificus* stets rechtsgewunden in Nord-Ost-Australien und auf den benachbarten Inseln, während auf der Insel Cassini (nordwestl. von Australien) nur Linkswindung auftritt. Ferner ist *Eulota (Euhadra) mercatoria* nach Pilsbry u. Hirase (1610) auf der Insel Kumé-Shima (Liou-Kiou-Inseln) linksgewunden, während sie überall sonst Rechtswindung zeigt.

c) In einem Teil des Gebietes treten nur amphidrome, in anderen nur rechts- bzw. linksgewundene Formen auf. So ist *Pupoides contrarius* in Zentral-Australien stets amphidrom, an den Küsten aber ausschließlich linksgewunden. Ferner ist *Partula otoheitana* im Zentrum ihres Gebietes typisch amphidrom, aber am einen Ende des Verbreitungsgebietes nur links-, am anderen nur rechtsgewunden. Ähnliches finden wir bei *Partula suturalis vexillum* (Fig. 514).

d) Ohne gebietliche Trennung z. T. amphidrom, z. T. fast ausschließlich rechts- bzw. linksgewunden. So finden wir bei *Lymnaea turgidula, compacta, ambigua, ohaouensis, rubella* und *reticulata* und bei *Amphidromus adamsi* und *contrarius* fast nur Linkswindung, bei *Partula ffianis* hauptsächlich Rechtswindung.

e) Formen, die nur in geringer Zahl anders gewunden zu finden sind. So ist *Tornatellina cumingiana, Ariophanta amphidromus* und *Partula otoheitana sinistrosa* überwiegend linksgewunden, während *Partula otoheitana affinis* fast ausschließlich rechtsgewunden ist.

Diesen Typen könnte dann ein letzter angefügt werden, wo

f) die Inversion nur zeitweilig auftritt.

Das sind aber letzten Endes alle die Formen mit individueller Inversion. So sehen wir also eine fast kontinuierliche Reihe von der (normalen) spezifischen Inversion über die Amphidromen zu den individuellen Inversionen.

3. Gibt es Zwischenstufen hinsichtlich der Vererbung?

Daß die zufällige Inversion bisher bei *Helix pomatia* und *Helix aspersa* nicht vererbt werden konnte, wurde schon oben gesagt. Hesse (1939) ist zwar der Ansicht, daß diesbezügliche Untersuchungen nicht ganz einwandfrei seien, da nicht mehrere Generationen gezüchtet worden wären, so daß, falls Rechtswindung dominant sei, erst durch F_2 der Beweis für oder gegen Vererbbarkeit erbracht werden könne. Zweifellos hat dieser Einwand eine Berechtigung, doch dürfte ein entsprechender Versuch kaum eine Vererblichkeit der Inversion für *Helix* erweisen können. Daß andererseits normale Rechtswindung bzw. typische spezifische Inversion regelmäßig vererbt wird, ist klar. Zwischen beiden aber gibt es Übergänge. Ein Beispiel unter den Landpulmonaten zeigt *Partula otoheitana* (Crampton):

Partula otoheitana rubescens hat stets linksgewundene Nachkommen;

„ „ *affinis* hat überwiegend rechtsgewundene Nachkommen:

„ „ *sinistrorsa*, „ „ *sinistralis*, „ „ *crassa* haben überwiegend linksgewundene Nachkommen, doch sind in einigen Tälern die Formen mit Rechtswindung in der Majorität.

Genauer analysiert ist *Partula suturalis* (Crampton 2798, 2806*). Bei früheren Arbeiten hatten Crampton (2798) und Mayor (2800) nie gemischte Nachkommen gefunden, wohl aber in 184 Fällen Nachkommen, die gegenüber den Eltern invertiert waren (1133 Fälle, wo $F_1 = P$). Später aber fand Crampton (2806) 5 Fälle (4 mit P = rechts, 1 mit P = links), in denen F_1 rechts + links waren.

Häufiger aber finden wir solche Beispiele bei Basommatophoren.

Lymnaea peregra.

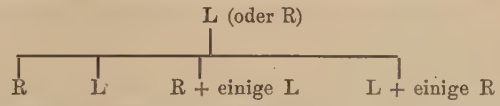
Trechman (2803) erhielt aus linksgewundenen Stücken, die er in verschiedenen Jahren (1875, 1895 und 1903) bei Hesleden fand, im Aquarium eine Nachkommenschaft mit Rechts- und Linkswindung fast im Verhältnis 1:1, nur mit geringer Überzahl von Linksformen. In einem Tümpel bei Leeds traten linksgewundene Formen auf. Taylor (fide Pelseneer) erhielt nun aus einer normalen (rechtsgewundenen) Schnecke Nachkommen, von denen fast die Hälfte Linkswindung zeigte. Genauere Angaben von dem Verhalten der Stücke gleichen Fundortes machen Boycott u. Diver (1923) und Diver (2807**). Sie erhielten, wenn die Eltern zusammenblieben:

*) Crampton, H. E., The coincident production of dextral and sinistral young in the Land-Gastropod *Partula*. — Science, LIX, 1924 (Lit.-Verz. 2806).

**) Diver, C., The inheritance of inverse symmetry in *Lymnaea peregra*. — Journ. Genetics, XV, 1925 (Lit.-Verz. 2807).

oder:

Wurden dagegen nur Einzelindividuen gehalten, so ergab sich:



Auf die Auswertung der Befunde kommen wir weiter unten zurück, es mag hier nur noch erwähnt werden, daß in F_2 die Typen: R; 3R + 1L; 1R + 1L; 1R + 3L und L auftraten.

Lymnaea stagnalis.

Collin (2804) erhielt von linksgewundenen Exemplaren, die bei Aerschot (Belgien) gelegentlich mehrere Jahre hindurch auftraten, stets nur linksgewundene Nachkommen.

So finden wir also auch hinsichtlich der Vererbbarkeit Übergänge zwischen spezifischer und individueller Inversion.

Pelseneer kommt nun auf Grund vorstehender Überlegungen zu folgendem Schluß. Irgendein noch unbekannter Außenfaktor bedinge die Änderung der Windungsrichtung, und zwar stimme er, wie Conklin (2808*) vermutet, die Polarität des Eies um, wodurch dann eine Inversion bedingt sei. Im ersten Falle (typische individuelle Inversion) wirkt der Faktor zwar stark, aber nicht kontinuierlich und tief, erreicht nur einige Eier und veranlaßt keine Erblichkeit. Im zweiten Falle (amphidrome Formen) ist die Wirkung länger und markanter, wodurch bei einem Teil der Deszendenten eine Inversion vererbbar wird. Und endlich wird durch genügend lange und intensive Einwirkung das labile Verhältnis in ein stabiles übergeführt, d. h. wir kommen zur typischen spezifischen Inversion.

Zu anderer Auffassung kommen die Autoren, die neuerdings mit *Lymnaea peregra* gearbeitet haben, Boycott u. Diver (1923), Diver 2807), Sturtevant (2809**). Das Verhältnis der Windungsrichtungen der Eltern zu den Nachkommen war:

A) alle R; B) 3R:1L; C) 1R:1L; D) alle L; E) Mehrzahl L + einige R; F) Mehrzahl R + einige L.

Diese 6 Typen werden von Paaren erhalten, gleichviel ob diese R oder L sind. Von Einzelindividuen werden aber nie Type B und C gezüchtet. Also:

*) Conklin, E. C, The cause of inverse symmetrie. — Anat. Anz., XXIII. 1903 (Lit.-Verz. 2808).

**) Sturtevant, A. H., Inheritance of direction of coiling in *Lymnaea*. — Science, LVIII, 1923 (Lit.-Verz. 2809).

		A	B	C	D	E	F
Paar:	R	+	+	+	+	(+)*)	(+)
	L	+	+	+	+	+	(+)
Einzeltier:	R	+			+	+	+
	L	+			+	+	(+)

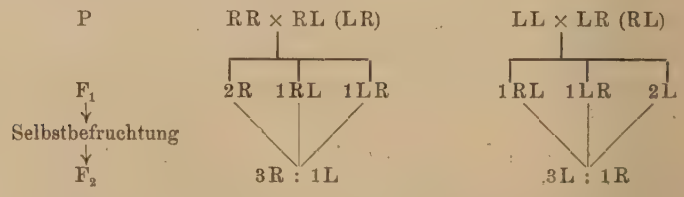
Type C mit dem Verhältnis 1 : 1 ist keine echte, gemischte Nachkommenschaft, da nicht beide Elterntiere R + L erzeugen, sondern nur das eine R, das andere L. Diver vermutet, daß dies bei einer Kreuzung von (R) × (L) oder reziprok erfolgt, die Filialgeneration müßte dann nur aus (RL) oder (LR) bestehen.

Unklarer liegen die Verhältnisse bei Type B. In Analogie zu Type C könnte es auch der Fall sein, daß das eine Tier nur R-, das andere nur L-Nachkommen erzeugt. Versuche mit Tieren, die sofort nach der Kopulation isoliert wurden, fehlen noch. Nun stimmt aber das tatsächliche Verhältnis mit dem theoretischen auffallend überein:

	R	L	R	L	R	L	R	L
tatsächlich	147	58	243	83	151	49	68	23
erwartet	153,75	51,25	244,5	81,5	150	50	68,25	22,75

Nimmt man noch dazu, daß das Verhältnis 1R : 3L in F_1 nie, auch nicht angenähert auftritt, so kann man wohl mit Diver vermuten, daß tatsächlich jedes der beiden Tiere Nachkommen im Verhältnis 3R : 1L erzeugt hat. Ein solches Ergebnis würde einer Kreuzung (RL) × (LR) oder reziprok entstammen und könnte eine Mendelsche Vererbung mit R dominant anzeigen. Type E und F werden als teilweise Unterdrückte A bzw. D angesehen, da in Fällen, wo A (bzw. D) zu erwarten waren, plötzlich E (bzw. F) auftraten. Eine Stütze erhält diese Annahme noch dadurch, daß E und F auch an Individuen wesentlich geringer sind.

In F_2 finden sich folgende Typen: α) alle R; β) 3R : 1L; γ) 1R : 1L; δ) 1R : 3L; ε) alle L. Von diesen 5 Typen können, wenn nur Einzelindividuen genommen werden, α (als F_2 von P = R), ε (als F_2 von P = R) und γ (als F_2 von P = RL oder LR) auftreten. Type β und δ kann nur erhalten werden bei einer Kreuzung homozygot × heterozygot und wenn die Annahme gilt, daß in der Nachkommenschaft Typen beider Heterozygoten zugegen sind, und zwar:



*) In den Zuchten nicht aufgetreten, aber durchaus zu erwarten.

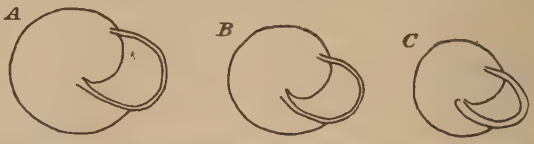
Aus allem ergibt sich also folgendes:

P	F_1	F_2
R × R	A	α
R × RL	A	β
R × LR	?	β
RL × RL	A	γ
RL × LR	B	γ
R × L	C	γ
LR × LR	D	γ
L × RL	?	δ
L × LR	D	δ
L × L	D	ε

Boycott u. Diver kommen nun zunächst zu folgenden Schlüssen. Die Erscheinung (Rechts- oder Linkswindung) der P-Generation beeinflußt nicht den Typus der F_2-Generation, wohl aber läßt die Form von F_1 vermuten, wie F_2 ausfällt. Die Erscheinungsform des Individuums ist das Resultat und ist bedingt durch das Produkt der elterlichen Kernzusammensetzungen; aber das Individuum kann in sich selbst irgendeine Chromosomenkombination tragen, die ein neues Produkt gibt, das nun nur die Form der nächsten Generation bedingt. Was die an das Mendelsche Gesetz erinnernden Zahlenverhältnisse 3 : 1 anlangt, so sagen beide Autoren zunächst lediglich, daß, wenn zwei Individuen mit verschiedenen Kernprodukten oder „Erscheinungsfaktoren" kopulieren, eine gemischte Nachkommenschaft resultiert mit R normal dominant, wenn aber gleiche Faktoren zusammentreffen, die gesamte Nachkommenschaft gleichmäßig ist. Sturtevant (2809) kommt bei der Analyse dieser Ergebnisse zu etwas anderer Ansicht. Nach ihm scheint eine einfache Mendelsche Regel vorzuliegen mit R dominant, aber mit dem Charakter des gegebenen Individuums, bestimmt nicht durch dessen eigene Konstitution, sondern durch die des nicht reduzierten Eies, aus dem es stammt, d. h. es liege mütterliche Vererbung vor. Da eine Unterscheidung bereits bei den ersten Furchungen getroffen ist, so könne der so früh auftretende Charakter wohl durch die mütterlichen Gene bestimmt werden. Das Sperma bringe nur einen Effekt hervor, der aber für eine Generation unterdrückt sei. Ist l rezessiv links, L dominant rechts, so gibt es nach Sturtevant bei Selbstbefruchtung 3 Möglichkeiten LL, Ll und ll. Enthalten nun alle Eier L vor der Reduktion, so werden alle Nachkommen phänotypisch rechts, aber die *ll*-Individuen selbst werden nur Links-Nachkommen haben. Kopuliert ll als Weibchen mit LL, so werden alle F_1 links sein, da der Mutter L fehlt, ist sie Ll, dann ist F_1 nur rechts. Diver (2807) kann dieser Erklärung Sturtevant's nicht beistimmen, da, sofern eine konstante Dominanz von R vorliegt, nicht möglich sei, daß ein L-Einzelindividuum in F_1 nur L erzeugt, die wieder durch Selbstbefruchtung in F_2 nur R hervorbringen. Eine andere Erklärung gibt er freilich nicht, sondern stellt wieder nur die früheren mit Boycott gemachten Schlüsse auf. Auch Crampton (2806) kann sich Sturtevant nicht ganz anschließen, wenigstens kann dessen Annahme

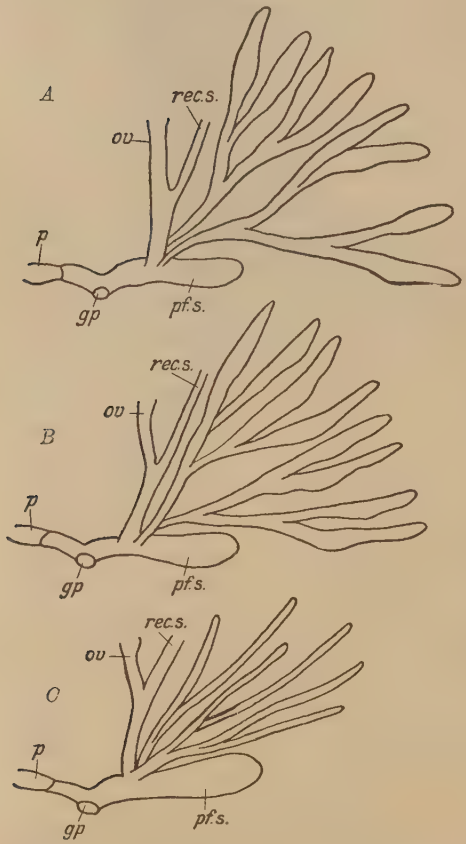
nicht unvariabel sein; es können noch unbekannte Faktoren das erwartete Ergebnis stören. So kommt auch Crabb (2802) zu dem Schluß, daß die Windungsrichtung nur rein matroklin vererbbar sei, daß aber andere Faktoren zunächst noch rein zufällig mitwirken. Die ganze Frage der Vererbung der Windungsrichtung bleibt somit letzten Endes noch ungelöst.

Fig. 515.



Ansicht von der Mündung *A*) *Cepaea nemoralis* 00000 gelb, *B*) Bastard *C. hortensis* × *C. nemoralis* 00000 gelb, *C*) *C. hortensis* $\widetilde{12345}$ gelb. — Nach Lang.

Fig. 516.

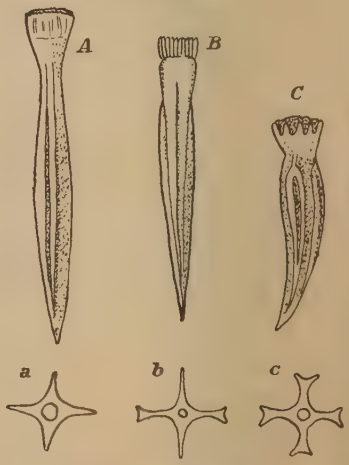


Glandulae mucosae *A*) von *Cepaea hortensis*, *B*) von einem Bastard, *C*) von *Cepaea nemoralis*. [*gp* Genitalporus; *ov* Ovidukt; *p* Penis]; *pf. s.* Pfeilsack; *rec. s.* Receptaculum seminis. Nach Boettger.

Fig. 517.

6-ästige Glandula mucosa eines Bastardes *Cepaea hortensis* × *C. nemoralis*. — Nach Lang.

Fig. 518.



Liebespfeil *A*) von *Cepaea nemoralis*, *B*) von einem Hybriden, *C*) von *Cepaea hortensis*; *a*, *b*, *c*, die entsprechenden Querschnitte. Nach Lang(-Hesse).

C. Hybridation.

Von besonderem Interesse muß natürlich das Verhalten von Bastard-Formen sein. Untersuchungen in dieser Richtung haben nur Lang (1950), Baltzer (2551) und Boettger (1920) angestellt. Betrachten wir zunächst die Bastarde *Cepaea nemoralis* × *C. hortensis*, so sind diese nach Lang's Feststellungen in den meisten, bei den Eltern sich verschieden verhaltenden Merkmalen Mosaikformen. Intermediär sind die Bastarde vor allem hinsichtlich der Größenverhältnisse und des Liebespfeiles. Die folgende Tabelle mag das Verhalten der Hybriden deutlich machen:

	C. hortensis	Bastard	*C. nemoralis*
Gesamtgröße. Durchschnitt ausgedrückt in H (Spindellänge) + M (Mündungsbreite) (Fig. 515)	H + M = 17,5 mm	H + M = 20,3 mm	H + M = 22,9 mm
Form der Mündung (Fig. 515)	Peristom engmündig	← meist typisch *hortensis*-Form	Peristom weitmündig
Bänderung	am häufigsten 00000	← 00000	12345
Glandulae mucosae. (Fig. 516)			
Stiel	lang, an der Basis verjüngt	← nach *hortensis*-Art	kurz bis verdickt
Anzahl der Zweige	etwa 8	← nach *hortensis*-Art	etwa 6—7
Art der Verästelung	dichotomisch	← nach *hortensis*-Art	tief gespalten, multifid
Form der Zweige	keulen- oder spindelförmig	← nach *hortensis*-Art, in einem Fall (Fig. 517) 3 Äste nach *hortensis*-, 3 nach *nemoralis*-Art	zylindrisch
Liebespfeil (Fig. 518)			
Länge	etwa 4—5 mm	intermediär, etwa 6—6,5 mm	etwa 7,5—9 mm
Form	gekrümmt	gerade →	gerade
Profil der vier Kreuzleisten	die Kreuzleisten beginnen am Halse abrupt in ihrer vollen Breite	intermediär	die Kreuzleisten beginnen am Halse ganz schmal und verbreitern sich allmählich
Querschnitt der Kreuzleisten	mediale Kreuzleisten weniger breit als laterale, in 2 Schneiden gespalten; laterale Kreuzleisten in 2 Schneiden geteilt	intermediär ungeteilt →	mediale Kreuzleisten viel weniger breit als laterale, ungespalten laterale Kreuzleisten ungeteilt

Zu ganz den gleichen Ergebnissen kommt auch Boettger bei der Untersuchung von 5 in der Natur gefundenen Hybriden.

Bei den Kreuzungen *Cepaea hortensis* × *C. austriaca* bzw. *C. nemoralis* × *C. austriaca* (Lang 1951, 2783) glichen die Nachkommen stets völlig der *C. hortensis* bzw. *nemoralis*, nie fanden sich Anzeigen einer Vermischung oder gar eines intermediären Verhaltens. Die Deutung war hier zunächst zweifelhaft. Lang (1951) glaubte, daß eine „durch artfremdes Sperma induzierte Parthenogenese" vorläge. Baltzer (2551) untersuchte dann diese „Bastarde" zytologisch und konnte feststellen, „daß es sich keinesfalls um Bastarde handelt, daß *C. austriaca* an der Erzeugung .... überhaupt unbeteiligt ist"; denn der Chromosomenbestand ist diploid und zeigt die Charaktere von *C. hortensis*, nämlich in den Spermatogonien 2 lange Schleifen (Fig. 519). Da diese schleifenförmigen Elemente der *C. austriaca*

Fig. 519.

Äquatorialplatte der Spindel eines Spermatogoniums. *A*) von *Cepaea hortensis* in Totalansicht, *B*) von *Cepaea austriaca* in Polansicht, *C*) von einem „einseitigen Bastard" *Cepaea hortensis* × *C. austriaca* in Polansicht. — Nach Baltzer

fehlen, so könnte in den Spermatogonien, falls es sich um einen echten Bastard, d. h. um ein von *C. austriaca*-Sperma befruchtetes *C. hortensis*-Ei handelte, nur eine solche Schleife zu finden sein. Baltzer kommt also zu dem Schluß, daß diese „einseitigen Bastarde" sehr wahrscheinlich durch Selbstbefruchtung zustandegekommen sind. Auch Lang (2783) wendet sich dann diesem Standpunkt zu.

F. Physiologie der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung.

I. Physiologie des Nervensystems.

Bei den Pulmonaten ist, wie Baglioni (2190) schreibt, vom Gesichtspunkt der Physiologie des Nervensystems ein Mangel an Untersuchungen über Tätigkeitserscheinungen und Leistungen der Sinnesorgane und des Nervensystems unter normalen Verhältnissen zu beklagen. Untersuchungen auf diesem Gebiete beziehen sich, wie meist, auf die Folgen von Abtragung oder künstlicher Reizung der verschiedenen Bestandteile des Nervensystems.

Die ersten Versuche in dieser Richtung hat wohl Vulpian (2531) bei *Helix pomatia* gemacht. Entfernte er das Kopfganglion, so blieben die Atembewegungen erhalten. Aber auch nach Exstirpation von Supra- und Subösophagealganglion war noch eine respiratorische Bewegung, wenn auch weniger normal, zu beobachten. Ganz allgemein sagt Vulpian, daß

die Tiere nach Entfernung des Unterschlundganglions nach etwa 24 Stunden tot waren, während sie nach Abtragung des Cerebralganglion 4—5 Wochen am Leben blieben. Yung (1059), der ähnliche Versuche an *Helix pomatia* und *Arion empiricorum* unternahm, konnte allerdings in keinem Falle ein auch nur annähernd so lange dauerndes Überleben von Tieren ohne Cerebralganglion erreichen. Auch weichen seine Ergebnisse in einigen Punkten von denen Vulpian's ab. Zerstörte Yung durch eine erhitzte Nadel das Cerebralganglion, so blieben die Bewegungen des Fußes, des Herzens und der Atmung durchaus erhalten, wohl aber waren obere und untere Tentakel sowie die Kiefer in ihren Bewegungen gelähmt. Es gelang, einige Tiere nach der Operation zum Kriechen zu veranlassen, ohne daß dabei aber eine Richtung eingehalten werden konnte. Das Fehlen der Cerebralganglien beeinträchtigt also die Koordination der Lokomotionsbewegungen sehr erheblich, bzw. hebt sie ganz auf. Wurden alle Nervenzentren zerstört, so fielen alle willkürlichen Bewegungen, entgegen Vulpian, auch die der Atmung, aus; es blieben nur noch einige Zeit Reflexe bestehen. Und endlich stellte Yung das Zentrum für die Bewegung des Augententakels fest. Diese fiel aus, wenn am Cerebralganglion an dessen Innenseite ein Haufen großer Zellen zerstört wurde; es handelt sich wohl um die Zerstörung des Mesocerebrum. Der Versuch ergab zugleich, daß die Innervation ungekreuzt ist.

In ähnlicher Weise ging Petit (937/938) vor. Er trug bei *Helix aspersa* das Cerebralganglion der einen Seite ab und beobachtete, daß dann das Tier Kreisbewegungen nach derselben Seite hin ausführte, selbst nach Verlauf fast eines Jahres noch. Eine Durchschneidung der Cerebro-Pedal-Visceral-Konnektive bewirkte eine Bewegung in krummen, schleifenförmigen Linien. Ähnliche Reaktionen löste die Durchschneidung der Cerebralkommissur aus, während Entfernung beider Cerebralganglien alle Bewegungen (auch noch nach 9 Monaten) inhibierte. Exstirpation der Pedal- und Visceralganglien führte zum Tode durch Verblutung. Bei *Limax maximus* aber rief Abtragung eines Cerebralganglions eine Kreisbewegung nach der der verletzten Seite entgegengesetzten hin hervor, also gerade umgekehrt als bei *Helix*. Petit glaubt aber diesen Unterschied auf verschiedene Beobachtungsbedingungen (*Limax* sofort, *Helix* erst nach 2 Monaten beobachtet) zurückführen zu müssen, nicht auf ein prinzipiell anderes, etwa anderes morphologisches Verhalten.

In ganz anderer Weise suchte Jordan (835) Einblick in die Bedeutung des Gehirns von *Helix* zu erhalten. In einer ersten Abhandlung prüft er das Verhalten des Hautmuskelschlauches (Körper ohne Eingeweidesack und Mantel) bzw. des in ihm enthaltenen Nervennetzes. Zwei gleich große Tiere wurden bei niederer Belastung (7,5 g) an einer Wage ausgespannt, wobei dem einen Objekt alle Ganglien belassen, dem anderen alle exstirpiert wurden. Das ganglientragende Tier paßte sich viel schneller dem Gewicht an als das ganglienlose, das außerdem zuletzt

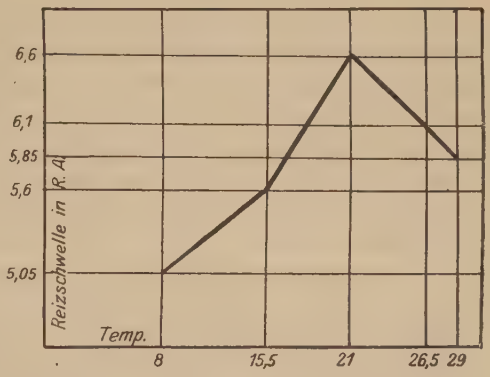
mehr Gewicht trug als das normale. Jordan kam dann zu dem Schluß, daß das in den Muskeln selbst gelegene Nervennetz die von ihm geforderten Anpassungen ohne Hilfe der Ganglien auszuführen vermag, aber in nicht zweckentsprechendem Maße; dies werde erst durch die Ganglien reguliert. Zu der gleichen Annahme kam dann Jordan bei Versuchen, in denen die Folgen der Entlastung nach Belastung geprüft wurden. Auch hier spielen die Ganglien eine wesentlich regulatorische Rolle, indem sie nicht nur die Dehnung nach Entlastung schneller ausgleichen, als es bei den ganglienlosen Objekte der Fall war, sondern auch je nach dem Grade der Dehnung in verschiedenem Maße. Und endlich führt auch Jordan's „Halbtierversuch" zu dem gleichen Ergebnis. Die beiden Hälften eines Tieres blieben nur an einer Stelle miteinander in Verbindung und zwar einmal nur durch das Zentralnervensystem, das andere Mal nur durch eine schmale Gewebebrücke, d. h. also durch einen Teil des peripheren Nervensystems. Die Belastung der einen Hälfte setzt nun auch stets in der anderen den Tonus herab. Während dies aber bei der Kommunikation durch das Zentralnervensystem stets rasch und prompt erfolgt, ist die Herabsetzung im anderen Falle nur geringfügig und langsam.

In seiner zweiten Abhandlung (835 II) untersucht dann Jordan die Regulierung der Erregbarkeit durch die Ganglien. Die Ergebnisse sind etwa die folgenden: Die Reflexerregbarkeit ist bei Anwesenheit der Ganglien gesteigert. Die Exstirpation der Pedalganglien hat auf die direkte Erregbarkeit keinen Einfluß. Diese Ganglien regulieren die Erregbarkeit nur mittelbar, insofern als sie den Tonus zu regulieren vermögen, von diesem aber die Erregbarkeit abhängt. Nach Exstirpation der Cerebralganglien ist die Arbeit, die der Muskel auf gleichen Reiz hin leistet, größer als die Norm. Das Cerebralganglion führt also eine hemmende Regulation aus, und zwar scheint dafür speziell das Mesocerebrum verantwortlich zu sein. Ein Einfluß der Cerebralganglien auf die Regulierung des Tonus besteht nicht.

Zugleich prüft Jordan (835 II) auch den Einfluß der Temperatur auf das Verhalten von *Helix*-Nerven. Belastete er ein ganglienloses Tier mit etwa 7 g erst bei 10°, dann bei 35°, so ergab sich eine Kontraktion von 0,6 bzw. 1,5 Skalenteilen. Blieben hingegen die Ganglien intakt, so war die Ausschlagshöhe bei beiden Temperaturen fast die gleiche. Anders das Verhalten der Erregbarkeit. Sowohl bei dem normalen Tier wie auch bei dem ohne Cerebralganglion erhöht sich mit steigender Temperatur die Erregbarkeit. So war ein normales Tier bei etwa 14° bei einem R. A. 6,0 unerregbar, während sich das gleiche Tier bei 40° schon bei R. A. 6,75 kontrahierte. Das Cerebralganglion ist also, so schloß Jordan, imstande, „nicht so sehr die Erregbarkeit als vielmehr die Ausschlagshöhe der Kontraktion, d. h. die Arbeitsleistung, zur Norm zu reduzieren".

In neuerer Zeit ist nun die Frage erneut untersucht worden von Jordan's Schülern Dillewijn u. Jacob (2810*). Sie reizten zunächst eine Schnecke im Besitz aller Ganglien mit 2 g Belastung durch faradische Ströme bei verschiedenen Temperaturen je 1 Sekunde und ermittelten so die Reizschwellen, deren Mittelwerte eine deutliche Optimumkurve ergaben (Fig. 520). Bei Reizung mit konstantem R. A. fanden sie bei einem gleichen Tier für die Ausschlagshöhe ebenfalls eine Optimumkurve; ebenso für ein Tier ohne Cerebralganglien. Ein Vergleich beider Optimumkurven für die Ausschlagshöhe vor und nach Exstirpation des Cerebralganglions bei dem gleichen Objekt ergab (Fig. 521):

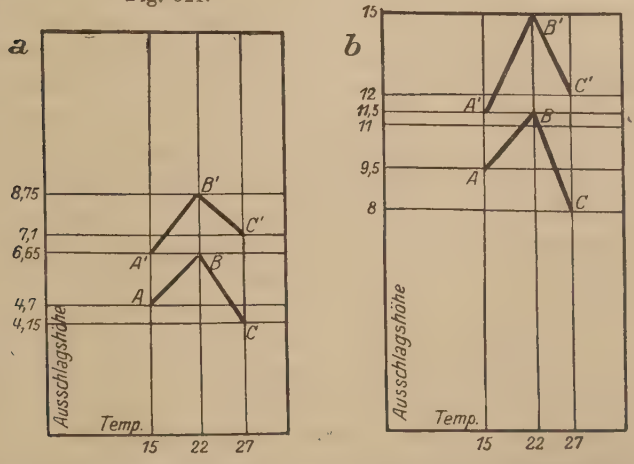
Fig. 520.



Reizschwellen eines *Helix*-Fußes im Besitz aller Ganglien bei verschiedenen Temperaturen. Nach Dillewijn u. Jacob.

1. Die Kurve des Tieres ohne Cerebralganglion liegt über der des normalen Tieres;
2. Der Abstand zwischen beiden Kurven wird größer, je höher die Temperatur wird.

Fig. 521.



Helix pomatia. Ausschlagshöhen bei konstantem Reize vor (*A B C*) und nach (*A' B' C'*) Exstirpation der Cerebralganglien. *a*) isotonische, *b*) auxotonische Messung. Nach Dillewijn u. Jacob.

*) Dillewijn, C. van u. J. C. s' Jacob, Temperatur und Erregbarkeit bei *Helix pomatia.* — Pflügers Arch. ges. Phys., CCV, 1924 (Lit.-Verz. 2810).

Hieraus ergab sich der Schluß, daß das Cerebralganglion einen hemmenden Einfluß auf die Reizbarkeit ausübt, eine Hemmung, die bei Temperaturerhöhung dauernd größer wird. Die Cerebralganglien setzen also die Wirkung höherer Temperaturen auf die Reizbarkeit herab.

Die Ergebnisse dieser Versuche weichen in einem Teil von denen Jordan's ab, nach dem mit steigender Temperatur zwar die Schwellenerregbarkeit erhöht würde, die Ausschlagshöhe aber die gleiche blieb. Der Unterschied erklärt sich leicht, da ja Jordan nur bei 10° und 35° reizte, also bei Temperaturpunkten, die diesseits und jenseits des Optimums liegen, und bei denen die Ausschlagshöhe die gleiche ist. Hätte Jordan noch eine mittlere Temperatur gewählt, würde auch er sicher die Optimumkurve gefunden haben.

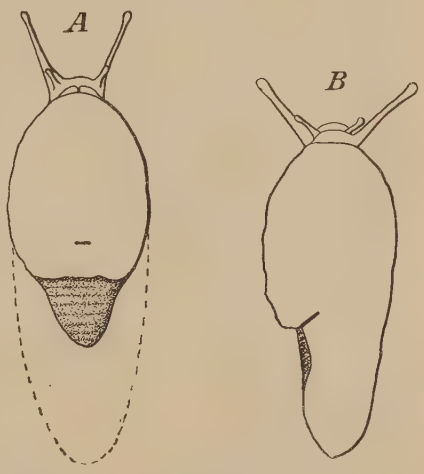
Unter etwas anderem Gesichtspunkt macht dann Bethe (2811*) seine Versuche. Zwei etwa 9—10 cm lange *Arion empiricorum* wurden derart präpariert, daß dem einen das ganze Zentralnervensystem einschließlich der Nerven, soweit das möglich war, herausgenommen wurden, das andere in der Mitte so durchgeschnitten wurde, daß das Hinter- und Vordertier nur noch durch die beiden langen Pedalnerven miteinander in Verbindung standen. „Reizt man die Tiere mit faradischen Strömen am Schwanzende, so entsteht hier eine Kontraktion und verstärkte peristaltische Bewegung, welche sich nach vorne zu ausbreitet. Bei dem Tier, dessen lange Bahnen erhalten sind, genügen nun viel schwächere Ströme, um den Reiz bis zum Kopfe gelangen zu lassen, und es vergehen vom Moment des Reizanfanges bis zur Kontraktion des Vorderendes nur etwa 0,5—0,75 Sekunden. Bei dem Tier ohne Zentralnervensystem muß man stärkere Ströme anwenden, um den Effekt bis zum Vorderende ausgedehnt zu sehen; der Typus der Ausbreitung ist ein anderer, viel diffuserer, und es vergehen vom Moment des Reizes bis zur Ankunft der Kontraktionswelle am Vorderende 2 bis 3 Sekunden, also etwa die vierfache Zeit. — Die Muskulatur des ganzen Körpers steht also durch ein diffuses Nervennetz in Verbindung und kann in ihrer Totalität von jedem Punkte der Oberfläche erregt werden, auch dann, wenn das Zentralnervensystem fehlt. Das Zentralnervensystem stellt nur innigere Verbindungen zwischen einzelnen, weit voneinander entfernten Punkten des Nervennetzes her; es ist nur lange Bahn.“ (p.119/120) Diesem mit der Muskulatur in Verbindung stehenden Nervennetz, das Bethe als das tiefere ansieht, stellt er ein oberflächlicheres gegenüber, das in Beziehung zu den Drüsen der Haut tritt. Im Prinzip kommt also Bethe zu dem gleichen Ergebnis wie Jordan, nämlich, daß ein ganglienloses Tier zwar noch geforderte Arbeit leisten kann, aber nicht mehr in so zweckentsprechender Weise.

Wenig später hat dann Biedermann (689) das Problem der normalen Lokomotion bzw. die Beziehungen zwischen Sohlenperistaltik, Sohlen-

*) Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. — Leipzig, 1903 (Lit.-Verz. 2811).

nervennetz und Zentralnervensystem einer näheren Prüfung unterzogen. Durchschnitt er bei einer ganz ausgestreckten, kriechenden *Helix pomatia* die Sohlenfläche senkrecht zur Mittellinie derart, daß zwar das oberflächlich gelegene Nervennetz der Sohle durchtrennt, die langen (Sohlen-) Pedalnerven aber nicht verletzt waren, so ließ sich in keinem Falle eine Störung in der Koordination der Wellenbewegungen vor und hinter dem Schnitte konstatieren. Wurden auch die Pedalnerven mit durchschnitten, so blieb die (von der Schnittstelle aus) hintere Hälfte stets außerordentlich stark kontrahiert (Fig. 522 A). Entsprechend zeigte nach Durchtrennung nur eines Pedalstranges die zugehörige Hälfte des Fußes von der Schnittstelle aus nach hinten sehr starke Kontraktion (Fig. 522 B). Biedermann zieht nun aus seinen Versuchen folgende Schlüsse:

Fig. 522.



Helix pomatia von der Sohlenfläche gesehen, nach Durchschneidung (*A*) aller Sohlennerven in der Mitte des Fußes, (*B*) der Sohlennerven der rechten Seite in der Mitte des Fußes. Die punktierte Linie entspricht dem normalen Umriß. — Nach Biedermann.

1. Die der normalen Peristaltik zugrunde liegenden Erregungsimpulse gehen lediglich von dem Pedalganglion aus und werden durch die langen Sohlennerven übermittelt.

2. Jeder dieser Nervenstämme versorgt nur ein bestimmtes Gebiet der Sohlenmuskulatur und ist nicht imstande, für sich allein die Peristaltik in der ganzen Sohlenfläche hervorzurufen.

3. Das periphere Nervennetz der Sohle mit seinen zahlreichen, eingestreuten Ganglien ist (wenigstens bei unseren *Helix*-Arten) an sich nicht imstande, geordnete Peristaltik der Sohlenmuskulatur zu bewirken. Es spielt lediglich die Rolle eines Vermittlers der vom Pedalganglion ausgehenden Erregungsimpulse und dient offenbar erst in zweiter Linie der Koordination derselben.

4. Neben der Rolle eines „motorischen Hauptzentrums“ hat das Pedalganglion auch noch die weitere, nicht minder wichtige Aufgabe, den „Tonus“ der gesamten Fußmuskulatur dauernd zu beherrschen, und zwar im Sinne einer stetigen Hemmung.

Biedermann macht also für die Lokomotion komplizierte Reflexe verantwortlich. Dazu ist aber die Annahme von Nerven erforderlich, deren Erregung die Muskulatur unmittelbar zur Erschlaffung bringt, also von „Hemmungsnerven“. Den Beweis sucht Biedermann dadurch zu erbringen, daß er die vom Pedalganglion ausgehenden und von diesem abgetrennten

Bahnen durch Wechselströme reizt. Da tritt an dem hinteren, durch die Entfernung der Pedalganglien sehr geschrumpften, trocken und glanzlos aussehenden Abschnitt des Tieres abwechselnd Kontraktion und Erschlaffung ein, und die geschrumpfte Muskelmasse beginnt zu schwellen und sich zu glätten.

Diesen Schlußfolgerungen nun tritt Jordan (835 II) entgegen. Reizte er Cerebralganglien, Pedalganglien und Bahnen (letztere mit und ohne Ganglien) unter höherer und geringerer Belastung mit R. A. von 2,5 zu 2,5 mm, so fand er, daß es nur eine Alternative gab: Nichts oder Kontraktion, je nach dem R. A., und schließt: „es gibt im lokomotorischen System der Schnecke (*Helix pomatia*) keine Nervenfasern, die auf Erregung einen Fall des Tonus oder eine Erschlaffung der Muskulatur bewirken", es gibt hier keine Hemmungsnerven. Die Schwellung und Glättung der geschrumpften Muskelpartien erklärt Jordan entweder durch Muskelerschlaffung, wenn das Muskel- und Bindegewebe über eine große Menge von Wasser verfügt, oder durch Muskelkontraktion, wenn diese keine allgemeine, sondern eine partielle ist, derart, daß das Blut aus den kontrahierten Partien gepreßt wird. Sind aber keine Hemmungsnerven vorhanden, dann ist die Dauerkontraktion nur so zu verstehen, daß die von der Peripherie kommende Erregung, die sich im intramuskulären Ganglionnetze des Fußes sammelt, normalerweise fortwährend zum Pedalganglion transportiert und dort vernichtet wird" (v. Buddenbrock, 2725). Der periphere Ganglienplexus im *Helix*-Fuß ist also, wie es seiner Natur als Nervennetz entspricht, kaum zu anderer als der Vermittlung einfachster Reize fähig.

Anders aber liegen die Verhältnisse bei unseren Nacktschnecken. Künkel (850) führte an verschiedenen Arten einfache Durchschneidungsversuche aus, deren Ergebnisse die folgenden waren:

1. Wird einer kriechenden Nacktschnecke der Kopf unmittelbar vor dem Mantel abgetrennt, so bewegen sich *Limax tenellus*, *Limax arborum* und *Agriolimax agrestis* sofort mit großer Lebhaftigkeit weiter. Zur Ruhe gekommen, konnten die Fußwellen, also auch die Fortbewegung, wiederholt durch mechanische oder Lichtreize hervorgerufen werden.

Limax variegatus, *Limax cinereus* und *Limax cinereoniger* kontrahieren sich zuerst, bewegen sich dann aber vorwärts und können, zur Ruhe gekommen, durch die genannten Reize wiederholt zur Fortbewegung veranlaßt werden.

Arion empiricorum, *Arion hortensis* und *Arion bourguignati* verhalten sich ebenso, doch kann erneute Bewegung nur durch Lichtreize erzeugt werden.

2. Die Tiere wurden durch einen Schnitt vor oder hinter der Mantelmitte in zwei Teile zerlegt. Bei allen schon genannten Arten bewegten sich beide Teilstücke vorwärts, doch war die Geschwindigkeit des Kopfstückes stets größer (bei *Limax tenellus* auffallend schnell, fast eine Art

Springen). Nur bei *Limax cinereoniger* und *Arion empiricorum* bewegte sich der Schwanzteil nicht vorwärts, obgleich auch hier ein lebhaftes Wellenspiel der Sohle zu beobachten war.

3. Die Schnecken wurden durch zwei Schnitte in drei Teile zerlegt. Alle Teilstücke der Limaces zeigten sofort, die der *Arion*-Arten erst nach einiger Zeit die Fußwellen. Meist bewegten sich alle Teilstücke vorwärts, die Kopfstücke im allgemeinen schneller als die übrigen. Nur bei *Limax cinereoniger, Arion empiricorum, A. hortensis* und *A. bourguignati* zeigte allein das Kopfstück eine Vorwärtsbewegung.

4. Die Tiere wurden in vier, fünf und mehr Teile zerlegt. Die Teilstücke verhielten sich wie im vorigen Versuch. Zur Ruhe gekommen, konnten bei ihnen durch mechanische und Lichtreize erneute Bewegungen ausgelöst werden.

5. Von den Teilstücken wurde die Sohle abgetrennt. In diesen Sohlenstücken flossen die Wellen regelmäßig und konnten, zur Ruhe gekommen, durch mechanische Reize wieder hervorgerufen werden.

Zur Erklärung aller dieser Tatsachen geht Künkel von der Behauptung Simroth's aus: „die in dem Maschenwerk der Fußmuskulatur der Pulmonaten auftretenden Ganglien sind sympathische und die Wellenbewegungen automatische". Außerdem folgert er aus der Tatsache, daß Teilstücke ohne das Zentralnervensystem, zur Ruhe gekommen, durch Reizung des Rückens wieder zur Bewegung veranlaßt werden können, daß es „noch zu suchende Verbindungen der Hautnervenzellen mit den im Fußnervennetz gelegenen Ganglien bestehen" müßten. Die Existenz solcher Nervennetze ist ja durch die Versuche von Bethe und Jordan ziemlich sichergestellt worden. Daß die von Simroth gegebene Definition wohl nur in Analogie zu ähnlichen Erscheinungen im sympathischen Nervensystem der Wirbeltiere aufgestellt worden ist und nicht ohne weiteres befriedigen kann, leuchtet ein. Und so hat auch Biedermann in einer zweiten Arbeit (690) die Frage erneut behandelt. Er konnte zunächst Künkel's Versuche, ebenso wie Jordan und Bethe (2810), durchaus bestätigen, und konnte in der Zertrennung der Sohle eines *Agriolimax agrestis* so weit wie irgend möglich gehen, ohne die lebhafte Peristaltik im geringsten zu stören. Reizte nun Biedermann ein solches zur Ruhe gekommenes Teilstück, so bemerkte er, daß sich die Erregung anscheinend leichter von dem Reizorte aus in der Richtung nach hinten fortpflanzte und ausbreitete als kopfwärts. Weiter sah er, daß bei lokaler Reizung die Bewegung nicht an der Reizstelle oder in deren nächster Nähe begann, sondern weit davon entfernt am Schwanzende. Ein solches Verhalten ist aber nur unter der Voraussetzung einer durch nervöse Apparate vermittelten Leitung erklärbar, und Biedermann faßt alle diese Erscheinungen als „periphere" Reflexe zusammen. Auf Reizung der freipräparierten oder in situ belassenen Pedalnerven mit Induktions- oder schwachen Kettenströmen nahmen die lokomotorischen Wellen der Sohle an Heftigkeit zu,

was bereits Bethe für *Arion* angegeben hatte. Aber auch die Zahl der Wellen nahm beträchtlich zu. Bei sorgfältiger Abstufung der Stromstärke konnte dann aber Biedermann feststellen, daß innerhalb gewisser Grenzen der Reizstärke auch eine Hemmung der im Gang befindlichen Peristaltik erfolgte, bei völliger Erschlaffung der Muskeln. Und so nimmt er besondere Hemmungsnerven an, „welche neben ‚motorischen' Fasern in den Pedalnerven verlaufen". Für *Helix* ist die Annahme solcher Hemmungsnerven durch Jordan zurückgewiesen worden, und da scheint es zweifelhaft, ob solche für die Nacktschnecken angenommen werden dürfen.

Wenn uns also bei den nackten Pulmonaten im Gegensatz zu den Gehäuseschnecken eine solche automatische Funktion des peripheren Nervennetzes entgegentritt, so müssen wir die Ursache hierfür doch wohl in dem zum Teil auffallenden Unterschied im morphologischen Aufbau des Sohlenplexus suchen (s. S. 273, 854).

Über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung an Nervenkonnektiven liegt nur die Untersuchung von Jenkins u. Carlson (2365) vor. Sie fanden am Pedalnerven von *Ariolimax columbianus* einen Durchschnittswert von 44 cm pro Sekunde, bei *Limax maximus* am gleichen Nerven eine solche von 124 cm pro Sekunde. Dieser beträchtliche Unterschied bleibt zum mindesten auffallend.

II. Mechanischer Sinn.

1. Tast- oder Drucksinn.

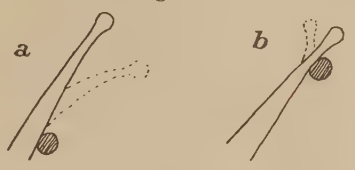
Die experimentellen Kenntnisse hinsichtlich des Tastsinnes sind recht spärlich, und doch scheint es, als ob dieser Sinn in der nackten Haut der Pulmonaten relativ hoch entwickelt ist. Künkel (850) untersuchte das Verhalten auf mechanische Reize hin bei *Limax*- und *Arion*-Arten. Wird ein *Limax*, während er kriecht, auf dem Rücken oder der Sohle berührt, so stellt er meist das Wellenspiel auf einige Augenblicke ein, kriecht aber dann lebhaft weiter. *Arion* dagegen stellt bei gleichem Reiz das Wellenspiel sofort ein, kontrahiert sich und verharrt längere Zeit in dieser Stellung.

Eine ausgesprochene Ausweichreaktion bei schädlichem Berührungsreiz führen die Tentakel der Schnecken aus. Frandsen (502) stellte an *Limax maximus* fest, daß bei Berührung mit dem Finger die Ommatophoren ausweichen. Ebenso wendet sich die Schnecke weg, wenn die Körperseiten hinter dem Kopf berührt werden. Daraus wird der Schluß gezogen, *Limax* sei negativ thigmotaktisch. Simroth*) wendet aber dagegen, wohl mit Recht, ein, daß das Tier bei frei in die Luft hinausragendem Vorderkörper zwar bei Berührung die Fühler als Schutz gegen den mechanischen Reiz einziehen bzw. wegwenden wird, daß aber dennoch sich der Vorderkörper nach der berührten Seite hinwenden und den Finger mit der Sohle zu erreichen suchen wird, d. h. es würde hier positive Thigmotaxis vorliegen.

*) In einem Referat über die Arbeit von Frandsen in: Zool. Zentralbl., X, 1903.

Genauer untersuchte dann Franz (2312) diesen Fall, wenn er auch von einer anderen Fragestellung ausging. Er unterscheidet vier Bewegungsarten der Augententakel: bloße Verkürzung, Einstülpung, Biegung und Schwenkung, Erstere beiden erfolgen auf mechanische Reize hin, etwa beim Anstoßen an Hindernisse. Auch Biegung und Schwenkung, d. i. Bewegung des ganzen Fühlers in seinem Basalteil, werden durch Berührungsreize ausgelöst, doch machen sich hierbei Verschiedenheiten bemerkbar. Berührt man den Ommatophor mit einem dünnen Stäbchen von unten in den proximalen drei Vierteln, so erfolgt ein Nieder- oder Zubeugen des Fühlers, Berührung im distalen Viertel aber und besonders an der Fühlerkuppe, löst eine Aufwärts- oder Fortkrümmung aus (Fig. 523). „Jede solche Zu- und Fortkrümmung des Fühlers wird, wenn sie nur einige Stärke erreicht, von einem Heben des Vorderkörpers, also des Kopfes und des vorderen Fußteiles begleitet." Die Zukrümmung im Verein mit der Hebung des Kopfes hat den Zweck, die berührte Stelle von dem berührenden Körper, der Reizquelle, wegzunehmen. Das gleiche gilt natürlich auch für die Wegkrümmung des Fühlers. Kann so dem Hindernis ausgewichen werden, so unterbleiben weitere Körperbewegungen. Ist das nicht möglich, so nimmt die Hebung des Vorderteiles der Schnecke zu, bis die Fußsohle auf das Hindernis kommt, d. h. das Tier „kriecht auf dieses hinauf und weiterhin darüber hinweg". Berührung der Fühler von oben löst ganz ähnliche, nur schwächere Bewegungen aus. Die Berührung von außen hat wieder ganz ähnliche Ergebnisse, nur kommen relativ starke Abschwenkungen des Fühlers hinzu „und, falls hierdurch das Hindernis nicht zu umgehen ist, Fortwendung des ganzen Kopfes, überhaupt des Vorderkörpers". Berührung von innen endlich wirkt, wie folgt: „Reizt man z. B. den linken Fühler an seiner rechten Seite, so erfolgt Zu- oder Abkrümmung, je nachdem der Ort der Reizung .... proximal .... oder .... distal .... liegt, ferner zugleich starke Abschwenkung nach links, anfangs ohne Kopfwendung; dann erst wird der Kopf nach rechts gewendet, so daß das Tier im günstigen Falle ohne Fühlereinziehung um das Hindernis herumkriechen kann; wird eine Fühlereinziehung mit nachfolgender Kopfretraktion notwendig, so folgt darauf eine Hebung der linken Kopf- und Vorderkörperhälfte, so daß auf diese Weise die Schnecke an dem Hindernis seitlich vorbeigeführt wird." Die gleichen Bewegungen werden bei Berührung der vorderen kleinen Tentakel, die Bodentaster darstellen, ausgelöst, nur weniger deutlich. Wenn also Yung (2179, 2812*) sagt, daß

Fig. 523.



Biegungen des Fühlers bei Berührung von unten. *a*) Berührung proximal, *b*) weiter distal. — Nach Franz.

*) Yung, E., De l'insensibilité à la lumière et de la cécité de l'Escargot (*Helix pomatia*). — Arch. Psych. Genève, XI, 1911 (Lit.-Verz. 2812).

Helix pomatia Hindernisse mittels des Tastsinnes ihrer Fühler erkenne und vermeide, so findet das durch die Angaben von Franz eine Bestätigung. Wenn aber Yung behauptet, daß nur der Tastsinn dabei wirksam sei, jeglicher Lichtsinn aber fehle, so geht er darin ohne Zweifel zu weit (s. unten S. 1205).

In neuerer Zeit ist dann auch das Verhalten von *Oncidiella floridana* mechanischen Reizen gegenüber von Arey u. Crozier (2813*) untersucht worden. Das Notum zieht sich bei Berührung leicht zusammen. Ist der Reiz stärker, so werden der Mantelrand vorgewölbt und die Öffnungen der Perinotaldrüsen vorgestreckt. Das Perinotum selbst ist empfindlicher als das Notum. Reizung am Hyponotum oder am Fußrand verursachen eine Eindellung der berührten Stelle; aber auch die Tentakel ziehen sich etwas zurück. Das Fußende ist empfindlicher als die Seitenteile der Sohle. Tentakel und Crallappen sind gegen Berührung am empfindlichsten, eine Tatsache, die schon Joyeux-Laffuie (1191) für *Oncidiella celtica* betont hatte.

Von besonderem Interesse aber ist die Feststellung, daß die Tentakel anemotrope Receptoren sind. Wurde eine *Oncidiella*, die auf einer horizontalen Steinplatte kroch, dem Winde frei ausgesetzt, so orientierte sie sich sofort derart, daß der Kopf vom Winde abgekehrt war. Die Tentakel wurden beim ersten Windstoße rasch zurückgezogen und dann weiterhin nur ganz wenig vorgestreckt. Wurden aber die Tentakel weggeschnitten, so unterblieb diese Orientierung des Tieres vom Winde abgekehrt. Indessen vermag sehr starker Wind doch vielleicht eine Orientierung tentakelloser Tiere zu bewirken. Die Richtigkeit des Laboratoriumversuches wurde durch Freilandbeobachtungen bestätigt.

Mechanische Reize nicht schädlicher Natur spielen bei gewissen Triebhandlungen, besonders sexueller Art, eine nicht unbedeutende Rolle. Es gelang Szymanski (2518) bei *Helix pomatia* durch mechanische Reizung verschiedener Körperteile, alle für das Liebesspiel der Tiere charakteristischen Stellungen hervorzurufen. Das den Begattungsvorgang „einleitende Liebesspiel“ besteht aus zwei Stadien (s. S. 597 u. 1124):

„I. aktives Stadium: Anstemmen des hintersten Fußabschnittes gegen den Boden, Sich-Stützen auf die Schalenwindungen, Aufrichten des Vorderkörpers, Aneinanderpressen der Sohlen, pendelnde Bewegungen der Vorderkörper und tastende Bewegungen der hinteren Fühler von oben nach unten und gegen die Mitte hin;

II. passives Stadium: Zurückziehen des Vorderkörpers und Einziehen der Fühler infolge der Berührung des Kopfes durch die mitspielende Schnecke und daraufhin bewegungsloses Verharren in der zusammengekauerten Stellung mit abgehobenen Vorderkörpern und halb eingezogenen Fühlern.“

---

*) Arey, L. B. u. W. J. Crozier, Natural history of *Onchidium*. — Journ. Exp. Zool., XXXII, 1921 (Lit.-Verz. 2813).

Es gelang nun Szymanski, hervorzurufen

1. durch wiederholte Berührung bei einer kriechenden, ausgestreckten Schnecke (Fig. 524a)

   a) des hintersten Fußabschnittes und des Randes des Hinterkörpers auf einer Seite;

   b) der Spitzen der hinteren Fühler und der Körperstelle zwischen beiden Fühlerpaaren

das Zurückziehen des Vorder- und Hinterkörpers und der Fühler, das Anstemmen des hintersten Fußabschnittes gegen den Boden, das Neigen der Schale nach der berührten Seite, Sich-Stützen auf die Schalenwindungen und leichtes Abheben des Vorderkörpers (Fig. 524b);

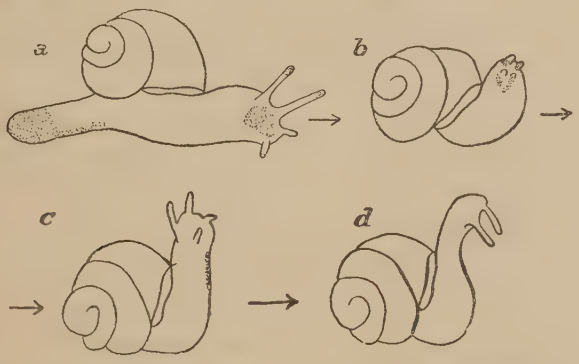


Fig. 524.

Schema für das Zustandekommen der für das Liebesspiel charakteristischen Körperstellungen; punktiert sind die Körperteile, die gereizt werden müssen, um das nächste Stadium hervorzurufen. — Nach Szymanski.

2. durch unmittelbar anschließende wiederholte, leise Berührung der inzwischen wieder halb ausgestreckten hinteren Fühler bzw. des unteren vorderen Abschnittes der vorderen Fühler und der Oberlippe (Fig. 524b)
das Aufrichten des Vorderkörpers unter pendelnden Bewegungen (Fig. 524c);

3. durch mäßig starke Berührung der Ränder der vorderen, lateralen Kopfteile (Fig. 524c)
ein leichtes Sinken des Kopfes, das Einziehen der vorderen Fühler und der Lippen, sowie Bewegungen der hinteren Fühler von oben nach unten und gegen die Mitte hin (Fig. 524d);

4. durch relativ starke Berührung des Kopfes und der Fühler der aufgerichteten Schnecke (Fig. 524d)
die zusammengekauerte Stellung mit abgehobenen Vorderkörper und halb eingezogenen Fühlern (Fig. 524b).

In diesem Zusammenhange ist wohl auch die besondere Art mechanischer Reizung zu nennen, die uns beim Gebrauch der Liebespfeile entgegentritt, der wohl zur Erhöhung der sexuellen Erregung dem Partner an irgendeiner Stelle in den Körper gestoßen wird. Die neuesten Unter-

suchungen Dorello's (2781a) über die Bedeutung des Sekretes der fingerförmigen Drüsen (s. S. 1126) lassen aber einen Zweifel auftauchen, ob der mechanische Reiz nicht vielleicht doch ohne Bedeutung bleibt und vielmehr der chemische Reiz des Sekretes allein wirkt.

So bleibt dann noch die Frage, ob nicht das Fehlen einer Berührung als Reiz wirken kann, d. h. also ob sogenannter Thigmo- oder Stereotropismus vorliegt. Simroth's Einwand gegen Frandsen's Schlußfolgerung (s. S. 1170) legt schon die Vermutung nahe, daß die Sohle der Schnecken positiv thigmotropisch sei. Eingehendere Versuche machte dann Baunacke (2196). Legte er *Agriolimax agrestis*, *Arion empiricorum*, *Helix pomatia* oder *Cepaea hortensis* auf den Rücken, so begann fast stets das Umkehren in die normale Lage sofort. Die Tiere drehen „sogleich den Kopf in der Richtung um die Körperlängsachse in die Normallage zurück, um ihn dann alsbald so weit nach unten zu senken, bis der stark stereotaktische Vorderrand der Kriechsohle den Boden berührt. An diesem aber heftet er sich sofort an und zieht, in Lokomotion eintretend, den ganzen übrigen Teil der Kriechsohle und mit ihr den ganzen Körper allmählich in die Normallage herum." Die Ommatophoren und Taster kommen nicht als reizauslösend in Frage, da der Umkehrreflex oft schon beginnt, ehe die Fühler ausgestreckt sind. Ebenso ist der Kontaktreiz auszuschalten, der die Berührung des Bodens mit dem Rücken des Tieres begleitet; denn eine in Normallage mit dem Rücken an einen Karton geklebte Schnecke (Fig. 525) wendet sich nicht um, sondern neigt den Kopf wieder nach unten, d. h. der Erde zu. Baunacke kommt also zu dem Schluß: „Das Freistehen der Kriechsohle ist der auslösende Reiz, der ihre Berührung mit einem Substrat begleitende Kontaktreiz aber die physiologische Hemmung für jenen Umkehrreflex und die Senkung des Kopfes." Auf eine eventuelle Mitwirkung der Statocyste an diesen Bewegungen kommen wir sogleich zurück (s. S. 1175). Hier mag die Feststellung genügen, daß tatsächlich das Fehlen einer Berührung als Reiz wirken kann.

Fig. 525.

Nacktschnecke, mit dem Rücken an einen Karton geklebt. Erklärung im Text. — Nach Baunacke.

Sehen wir von diesen besonderen Fällen ab, so ist also die gesamte Körperoberfläche der Schnecken gegen mechanische Reize empfindlich, eine Annahme, zu der auch Yung (2814*) kam. Nach ihm ist die taktile Erregbarkeit verschärft am Rande des Fußes und in der vorderen Region des Kopfes, besonders in der Umgebung des Mundes und auf den Tentakeln, wo das Maximum liegt. Bemerkenswert ist dabei, daß die kleinen vorderen Tentakel, obwohl sie beim Kriechen immer nach unten gehalten werden und den Boden betasten, viel weniger empfindlich sind als die

*) Yung, E., Recherches sur le sens olfactif de l'Escargot (*Helix pomatia*). — Arch. Psych. Genève, III, 1904 (Lit.-Verz. 2814).

großen Augenträger, und daß an ihnen bei wiederholtem Reiz die Reaktion ausbleibt. Vielleicht kann man aber gerade aus diesem Verhalten den Schluß ziehen, daß die Ommatophoren die Reaktion als Schutz ausführen, die kleinen Tentakel aber hauptsächlich „Tastorgane" sind, ohne daß damit eine ausschließliche Lokalisation an dieser Stelle gegeben ist.

2. Statischer Sinn.

Die Annahme, die vor allem v. Ihering aufgestellt hatte, daß die dem Pedalganglion der Pulmonaten dicht anliegenden Bläschen Gehörorgane (Otocysten) seien, wird heute wohl ganz allgemein als unrichtig abgelehnt. Vielmehr scheint es sicher, daß wir es hier mit statischen Sinnesorganen zu tun haben. Freilich in welcher Weise die so tief im Inneren des Körpers liegenden Statocysten eigentlich wirken, bleibt trotz einiger in neuerer Zeit daraufhin vorgenommenen Untersuchungen noch unsicher.

Baunacke (2196) untersuchte den Umkehrreflex verschiedener Pulmonaten (s. S. 1174) und kam zu dem Schluß, daß die Statocysten für diese so sicher sich vollziehende Orientierung im Raume verantwortlich zu machen seien, da weder die an sich sehr primitiven Augen, noch die Taster, noch überhaupt der allgemeine Tastsinn des Körpers als Ursache in Frage kommen könnte. Er betrachtet „die reflektorische Aufrichtung der Tiere aus jeder zur Lokomotion ungeeigneten Lage in die Normallage als eine spezifische Funktion der Statocysten". Diese Normallage ist aber keine bestimmte Gleichgewichtslage, die etwa von den Statocysten reflektorisch erhalten werden müßte, sondern sie ist die Lage, in die das Tier kommen muß, um in Lokomotion eintreten zu können; und tatsächlich sind ja auch die Tiere an keine bestimmte Lage im Raume gebunden. Daß aber die Statocysten wirklich diese von Baunacke angenommene Funktion haben, ist zwar wahrscheinlich, aber noch nicht experimentell sicher gestellt.

Die gleiche Unsicherheit besteht auch hinsichtlich der Frage, ob der

3. Geotropismus

mit den Statocysten in Zusammenhang zu bringen ist. Betrachten wir zunächst die Landformen, so ist nur mit *Limax maximus* gearbeitet worden. Davenport u. Perkins (2815*) brachten die Tiere auf eine unter verschiedenem Winkel geneigte Glasplatte, derart, daß die Längsachse des Tieres horizontal lag, und stellten dann fest, wie groß nach 45 Sekunden die Abweichung der Kriechspur von der Senkrechten war. Sie erhielten:

Neigung der Platte . . .	90°	60°	45°	30°	22,5°	15°	7,5°	0°
Abweichung von der Senkrechten	17,9°	21,7°	22,9°	29,2°	31,8°	37,7°	42°	50,3°

*) Davenport, C. B. u. H. Perkins, A contribution to the study of Geotaxis in the higher animals. — Journ. of Physiol., XXII, 1897 (Lit.-Verz. 2815).

Daraus ergibt sich, daß sich die Präzision, mit welcher die geotrope Orientierung ausgeführt wird, konstant mit dem Neigungswinkel der Unterlage verringert. Die Reizschwelle liegt noch unterhalb 7,5° Neigung, d. h. unterhalb 13% des Körpergewichtes. Bei der Frage, in welchem Sinne die Orientierung erfolgt, kommen die Untersucher zu dem Schluß, daß das Tier in einem gegebenen Moment die Tendenz besäße, nach oben oder nach unten zu gehen, und daß diese Richtung von inneren Zuständen abhinge.

Genauer untersucht dann diese Frage Frandsen (502), ebenfalls an *Limax maximus*. Auch er brachte bei möglichster Dunkelheit die Schnecken auf eine unter verschiedenem Winkel geneigte Glasplatte und stellte zunächst fest, daß dann alle Tiere eine geotrope Reaktion zeigten. aber nicht einheitlich, sondern manche entschieden positiv, andere negativ geotrop und nur wenige ziemlich indifferent. Dabei schwankte der Geotropismus bei demselben Tier an verschiedenen Tagen oder zu verschiedenen Stunden desselben Tages nur ganz wenig; doch betont Frandsen, daß dies für Tiere in Gefangenschaft gelte, daß aber unter normalen Bedingungen doch wohl eine tageszeitliche Schwankung bestehen müsse entsprechend der Gewohnheit, am Tage verborgen zu bleiben und nachts zu fressen. Die verschiedene geotrope Reaktion bestimmter Individuen auf einer Glasplatte beruhe nun hauptsächlich auf zwei Faktoren, auf der Menge und Beschaffenheit des Schleimes (z. B. Versuch 2 der folgenden Tabelle) und auf dem Längenverhältnis zwischen Vorder- und Hinterkörper, wobei das Hinterende des Mantels als Grenze genommen wurde. Einige Ergebnisse einer Reihe von Versuchen waren die folgenden:

Nr. des Tieres	Beobachtungsserien an verschiedenen Tagen	Anzahl der Versuche +	Anzahl der Versuche −	% Geotropismus	Länge in mm des Vorderkörpers	Länge in mm des Hinterkörpers	Verhältnis der Vorder- zur Hinterregion in %	Zustand des Tieres
1	—	10	0	+ 100,0	20	24	83,3	gut
2	a	6	3	+ 66,6	18	22	82,0	schlecht
	b	5	13	− 72,2	18	22	82,0	trocken
	c	12	5	+ 70,5	18	22	82,0	gut
11	—	14	3	+ 82,3	21	34	61,8	„
16	—	0	10	− 100,0	28	50	56,0	„
23	a	5	9	− 64,2	18	36	50,0	„
	b	6	10	− 62,5	18	36	50,0	„
	c	0	5	− 100,0	18	36	50,0	„
	d	0	4	− 100,0	18	36	50,0	„
27	a	0	14	− 100,0	32	71	45,0	„
	b	1	5	− 83,3	32	71	45,0	„

Ist also das Verhältnis zwischen Vorder- und Hinterkörper 2 : 3 oder mehr, so ist die Schnecke bei reichlichem und gutem Schleim positiv geotrop; ist aber das Verhältnis 3 : 5 oder weniger, dann wandert die Schnecke

gewöhnlich aufwärts, und der negative Geotropismus wird um so stärker, je mehr sich das Verhältnis dem Werte 1:2 nähert. Die verschiedene Rauhigkeit der Unterlage, d. h. die verschiedene Festigkeit der Adhäsion zeigt, daß das Verhältnis von Vorder- zu Hinterkörper tatsächlich negativen Geotropismus bedingen kann:

Nr. des Tieres	Verhältnis von Vorder- zu Hinterkörper in %	Platte in 45° geneigt								
		Holzplatte			Glasplatte			Glasplatte mit Vaseline		
		Anzahl der Versuche		% Geotropismus	Anzahl der Versuche		% Geotropismus	Anzahl der Versuche		% Geotropismus
		+	−		+	−		+	−	
1	47	7	0	+ 100,0	1	8	− 88,8	0	ausgeglitten	0
2	52	5	0	+ 100,0	1	3	− 75,0	0	5	− 100,0
3	61	5	1	+ 83,3	5	1	+ 83,3	1	5	− 83,3
4	76	5	2	+ 71,4	5	1	+ 83,3	1	3	− 75,0
5	83,3	5	0	+ 100,0	10	0	+ 100,0	4	6	− 60,0

Frandsen folgert also: alle Schnecken haben eine natürliche Tendenz, sich zur Erde hinab zu bewegen. Die Tendenz wird bei den Tieren, die an einer Glasplatte negativ geotrop sind, verdeckt durch den Zug des schwereren Hinterkörpers nach unten, d. h. die negativ geotrope Bewegung wäre nur eine erzwungene, passive. Trotzdem dürfte die Annahme eines positiven Geotropismus für *Limax* ganz allgemein nicht ohne weiteres gelten. Das geht unter anderen auch aus Versuchen von Baunacke mit *Agriolimax agrestis* hervor. Brachte er die Tiere unter Wasser auf ein Schaukelbrett, so krochen sie stets nach oben und kehrten nach jedem Umkippen der Schaukel prompt um. Gehäuseschnecken zeigten ein ähnliches Verhalten. In diesem Falle ist der negative Geotropismus zweifellos als Fluchtreflex aufzufassen, dessen Abhängigkeit von der Statocyste freilich nicht erwiesen, aber doch möglich und wohl auch wahrscheinlich sein dürfte. Unklar bleibt allerdings auch dann noch, in welcher Weise die Statocysten einmal positive, das andere Mal negative geotrope Reaktionen auslösen sollen, und so sind nach wie vor experimentelle Untersuchungen ein dringendes Erfordernis.

Ähnliches gilt auch für die Basommatophoren, bei denen auch zunächst nur biologische Beobachtungen über ihr geotropes Verhalten vorliegen. Walter (2176) arbeitete hauptsächlich mit *Lymnaea elodes*, zum Teil auch mit *Physa primeana*, während Dawson (2085) im wesentlichen *Physa gyrina* untersuchte. Beide kamen zu der Annahme, daß diese Tiere negativ geotrop sind, sobald ihre Lunge luftleer ist. Der Sauerstoffmangel veranlaßt also die Bewegung nach der Wasseroberfläche. Damit stimmt auch überein, daß Lymnaeen, denen in gut durchlüftetem Wasser die Möglichkeit gegeben ist, unter Wasser Luftblasen aufzunehmen (s. S. 987), nicht negativ geotrop werden, d. h. nicht zur Oberfläche des Wassers

kriechen. Walter meint nun weiter, daß die Schnecken positiv geotrop werden, sobald sie ihre Lunge mit Luft gefüllt haben. Dawson aber gibt an, daß *Physa* in diesem Falle gegenüber der Schwerkraft indifferent werde und in allen Richtungen wegkrieche. Eine weitere Differenz zwischen beiden Arbeiten betrifft das Verhalten der Tiere, wenn ihnen die Lufterneuerung unmöglich gemacht ist. Dann sinken nach Walter die Schnecken wie tote Gewichte nach unten, während sich *Physa* nach Dawson geotropisch indifferent an den Wänden des Versuchsbeckens ausbreitet.

Diese Unstimmigkeiten zu beseitigen und vor allem auch die Nebenwirkung anderer Faktoren zu prüfen, beschäftigte sich später Kanda (2374) wieder mit dieser Frage; er untersuchte *Physa gyrina*, *Planorbis trivolvis*, *Lymnaea stagnalis* und *Lymnaea columella*. Zunächst bestätigt er Walter's und Dawson's Feststellung, daß *Physa* ausgesprochen negativ geotrop ist, wenn die Lungenhöhle leer ist. Nach Aufnahme von Luft aber tritt fast stets positiver Geotropismus ein; nur vereinzelt (in weniger als 10% der Fälle) ließ sich ein geotropisch indifferentes Verhalten feststellen. Da nun *Physa* in völliger Dunkelheit meist keine Bewegungen ausführt, eine Tatsache, die schon Dawson beobachtet hatte, so mußte also etwas Licht vorhanden sein. Dieses wirkt aber, wie Kanda eingangs prüft, negativ phototrop, so daß also in diesem Falle der Geotropismus verdeckt sein könnte. Daß dieses aber kaum anzunehmen ist, zeigen Versuche mit *Planorbis* und *Lymnaea*, die auch bei völliger Dunkelheit kriechen. Es ergab sich nach 2 Minuten Beobachtungszeit:

Tier	Leichter als Wasser, d. h. Lunge mit Luft.					Schwerer als Wasser, d. h. Lunge ohne Luft.			
	Wassertemperatur	Anzahl der Versuche	+ Geotropismus			Wassertemperatur	Anzahl der Versuche	− Geotropismus	
			Anzahl	%	ohne Bewegung			Anzahl	%
Planorbis trivolvis	19° C	30	30	100,0	—	19° C	10	10	100,0
Lymnaea stagnalis	19° C	35	24	68,5	11 oder 31,4%	19° C	25	25	100,0

Daß bei *Lymnaea* eine Anzahl Tiere noch ohne Bewegung war, ist nicht das Zeichen einer Schwerkraft-Indifferenz, sondern hängt von der Kürze der Beobachtungszeit ab; diese Tiere waren noch an der Oberfläche des Wassers mit geöffnetem Pneumostom.

Weiter wurde der Nebeneinfluß des Futters geprüft. *Physa* stieg in diesem Falle seltner zur Oberfläche und kroch stets nach der Luftaufnahme direkt nach unten. Die rasche positiv geotrope Reaktion wird in diesem Falle durch die Kombination von drei Faktoren bedingt: negativer Phototropismus, positiver Geotropismus nach Luftaufnahme und positive Reaktion zum Futter. Anderseits wird durch letzteren Faktor der

negative Geotropismus verzögert. Immerhin ist die Beeinflussung nicht allzu wesentlich.

Daß Lichtreize bei *Physa* als einem negativ phototropem Tier eine positiv geotrope Orientierung unterstützen würden, konnte Kanda ausnahmslos durch den Versuch in Sonnenlicht bestätigen.

Und schließlich wird das Verhalten von *Physa* an einer geneigten Glasplatte geprüft und zwar bei völliger Dunkelheit an der Luft (nicht im Wasser). Wurde einmal eine glatte Glasplatte, das andere Mal eine Milchglasplatte verwandt, so ergaben sich folgende Resultate, wenn bei Beginn des Versuches sämtliche Tiere mit dem Kopfe nach aufwärts orientiert waren:

Untergrund	Temperatur des Zimmers	Neigungswinkel der Platte	Anzahl der Versuche	Anzahl der Tiere	+ Geotropismus: Es orientierten sich und krochen abwärts: Anzahl	+ Geotropismus: Es orientierten sich und krochen abwärts: %	− Geotropismus: Es krochen aufwärts: Anzahl	− Geotropismus: Es krochen aufwärts: %	Es krochen horizontal: Anzahl	Es krochen horizontal: %	Es bewegten sich nicht: Anzahl	Es bewegten sich nicht: %
glatte Glasplatte	20,5° C	$67^1/_2{}^0$	5	50	29	58	11	22	10	20	—	—
		$56^1/_4{}^0$	5	50	47	94	1	2	2	4	—	—
		45^0	5	50	41	82	6	12	3	6	—	—
		$33^3/_4{}^0$	5	50	35	70	11	22	4	8	—	—
		$22^1/_2{}^0$	5	50	31	62	12	24	7	14	—	—
		$11^1/_4{}^0$	5	50	30	60	11	22	9	18	—	—
	Total		30	300	213	71	52	19,3	35	11,6	—	—
rauhe (Milch-) Glasplatte	20° C	90^0	10	50	38	76	0	0	5	10	7	14
		$78^3/_4{}^0$	10	50	41	82	1	2	5	10	3	6
		$67^1/_2{}^0$	10	50	41	82	3	6	1	2	5	10
		$56^1/_4{}^0$	10	50	37	74	5	10	2	4	6	12
		45^0	5	50	35	70	2	4	5	10	8	16
		$33^3/_4{}^0$	5	50	32	64	3	6	8	16	7	14
		$22^1/_2{}^0$	5	50	28	56	5	10	4	8	13	26
		$11^1/_4{}^0$	5	50	24	48	11	22	11	22	4	8
	Total		60	400	276	69	30	7,5	41	10	53	13,5

Aus den Versuchen mit der glatten Glasplatte geht zunächst hervor, daß der positive Geotropismus von $11^1/_4{}^0$ bis $56^1/_4{}^0$ Neigung mit dieser zunimmt. Daß diese positiv reagierenden Tiere etwa alle die Lunge voll Luft gehabt hätten, ist nicht der Fall; vielmehr waren $^2/_3$ davon ohne Luft, wie eine Kontrolle ergab. Das gleiche gilt für die negative Reaktion. Bei einer Neigung von $67^1/_2{}^0$ aber sinkt der positive Geotropismus plötzlich, bzw. nimmt der negative Geotropismus und die horizontale Kriechrichtung zu. Die effektive Wirkung der Schwerkraft macht es hier den Tieren zum Teil unmöglich, sich aktiv in diese einzustellen. Diese Annahme erhält dadurch eine Bestätigung, daß einerseits bei noch stärkerer Neigung ($78^3/_4{}^0$) nahezu alle Tiere einfach von der Platte abglitten, und

zwar mit dem Kopf nach oben, und daß anderseits auf rauherer Unterlage dieses Abgleiten selbst bei 90° Neigung ausblieb, wie obige Tabelle erkennen läßt. Indessen liegt auch hier das Optimum zwischen $67\,^1/_2$ und $78\,^3/_4{}^0$.

Die Frage nach dem Organ für die geotrope Orientierung läßt Kanda mangels experimenteller Versuche noch offen; doch hält er für wahrscheinlich, daß die Statocyste dafür in Betracht kommt. Jedenfalls dürfte dieser Faktor ein innerer, d. h. physiologischer sein, kein äußerer.

So bleibt also für die Pulmonaten allgemein die Frage nach der Statocystenfunktion letzten Endes noch offen, und nur die Tatsache geotroper Reaktionen kann als sicher gelten.

4. Rheotropismus.

Untersuchungen über Rheotropismus bei Pulmonaten fehlen, soweit ich sehe, noch ganz. Nur in einer Arbeit von Dewitz*) finde ich eine ganz kurze Angabe. Hiernach soll sich eine kleine Wasserschnecke**) senkrecht zur Strömung einstellen. Es bleibt also noch durchaus unbestimmt, ob Rheotropismus bei Lungenschnecken auftritt.

III. Chemischer Sinn.

In einer neueren Arbeit kommt Hanström (2816***) zu dem Schluß, daß keine Veranlassung bestehe, bei Evertebraten von Geruch und Geschmack zu sprechen, da die Perzeption durch primäre Sinneszellen, durch das gleiche Organ, durch die gleiche Art von Sinneszellen erfolge und die Reizung durch die proximalen Nervenfasern nach dem gleichen Nervenzentrum weitergeführt würden. Diese Tiere sollen nur einen einzigen, gemeinsamen chemischen Sinn besitzen. Eine solche Annahme ist aber doch wohl nur bedingt richtig. Wir können zwar zwischen Geruchs- und Geschmackssinneszellen keine morphologischen Unterschiede feststellen; aber wenn *Helix* ein Stück Melone auf etwa $^1/_2$ m Entfernung wahrnimmt und darauf zukriecht, so kann man doch wohl von Geruch sprechen, und wenn *Lymnaea* zwischen Zucker und Saccharin zu unterscheiden vermag, so handelt es sich doch wohl eher um einen Geschmack. Es bliebe zu untersuchen, ob etwa die Sinneszellen der Augententakel einer *Helix* eine gleiche Unterscheidung zwischen den genannten Stoffen zu treffen vermögen. Unter diesen Umständen meint auch v. Frisch†), daß man bei den Mol-

*) Dewitz, J., Über den Rheotropismus der Tiere. — Arch. (Anat.) Phys. Suppl., 1899.

**) Die Art ist nicht bestimmt. Dewitz spricht von einer „kleinen Limacide". Daß das nicht richtig sein kann, wird sofort klar; denn es wird gleichzeitig das Gehäuse dieser Schnecke erwähnt. Es ist also nicht einmal sicher, ob es sich um einen Basommatophoren handelt.

***) Hanström, B., Einige Experimente und Reflektionen über Geruch, Geschmack und den allgemeinen chemischen Sinn. Zeitschr. Wiss. Biol. Abt. C, Zeitschr. vergl. Phys., IV. 1926 (Lit.-Verz. 2816).

†) Im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 6, Rezeptoren I. Berlin, 1926.

lusken noch am ehesten von gesondertem Geruch und Geschmack sprechen könne, und so scheint es mir hier zweckmäßig, beide Sinne getrennt zu besprechen.

1. Geruch.

Wenn Gaspard (790) der *Helix pomatia* jeden Geruchssinn abspricht, so kann eine solche Ansicht heute bestimmt als irrig gelten. Tatsächlich finden wir auch bei den noch älteren Untersuchern, z. B. Swammerdam oder Cuvier, Angaben über den Geruchssinn. Weniger einheitlich sind aber die Ansichten, an welcher Stelle des Körpers dieser Sinn lokalisiert ist. Cuvier (758) beobachtete, daß *Helix* aus der Schale herauskam, wenn zusagendes Futter in der Nähe lag. Der Geruchssinn müsse also sehr gut sein. Er nimmt ohne nähere Prüfung an, daß die gesamte Haut als „Riechorgan" anzusehen sei. In ähnlichem Sinne äußert sich später Simroth (2494), der sich vor allem auch gegen eine strenge Lokalisierung dieses Sinnes, etwa in den Tentakeln, aussprach. Zu letzterer Ansicht war nämlich vor allem Moquin-Tandon (887, 889 und Histoire naturelle) gekommen. Er hatte beobachtet, wie ein *Limax maximus* auf einen Apfel zukroch. Kurz ehe das Tier die Frucht erreicht hatte, wurde der Apfel weggenommen und seitlich wieder niedergelegt. Alsbald änderte der *Limax* die Richtung und wandte sich wieder der Frucht zu. Dabei zögerte die Schnecke aber anfangs etwas, hob den Kopf, bewegte die Fühler hin und her und setzte sich erst in Bewegung, nachdem die neue Lage des Futters erkannt war. Die Tiere mußten also über einen Geruchssinn verfügen. Eine ganz ähnliche Beobachtung konnte später auch Adams (428) bei *Limax maximus* machen. Um nun den Sitz dieses Sinnes festzustellen, amputierte Moquin-Tandon einem *Arion* die beiden Augenträger und setzte das Tier unter einen Blumentopf. Nach 2 Monaten wurden der Schnecke verschiedene „duftende" Futterstoffe vorgelegt, ohne das die geringste Reaktion erfolgte. Wurde aber das Futter (Erdbeere) mit dem Mund des Tieres in Berührung gebracht, so fraß der *Arion* sofort begierig. Auf Grund dieser Versuche nahm Moquin-Tandon an, daß der Sitz der Geruchswahrnehmung in den Spitzen der Ommatophoren liegt. Ihm schließen sich Chatin*) und Jourdan**) durchaus an; ebenso Griffiths (810), der feststellte, daß *Helix pomatia* und *H. aspersa* auf einer Platte, deren eines Ende mit Eau de Cologne, Methylalkohol, Äther oder Äthylacetat befeuchtet war, nach Amputation der Augenträger direkt auf die benetzte Kante zukrochen, während normale Tiere diese flohen; und schließlich auch Germain (791), der bei verschiedenen *Helix*-Arten (*Helix pomatia, aspersa, Cepaea nemoralis* und *C. hortensis*) beobachtete, daß die Tiere ein Stück Käse schon auf 35—70 cm Entfernung wahrnahmen und den Kopf darauf

*) Chatin, J., Les organes des sens dans la série animale. Leçons d'anatomie et de physiologie comparées faites à la Sorbonne. — Paris 1880.

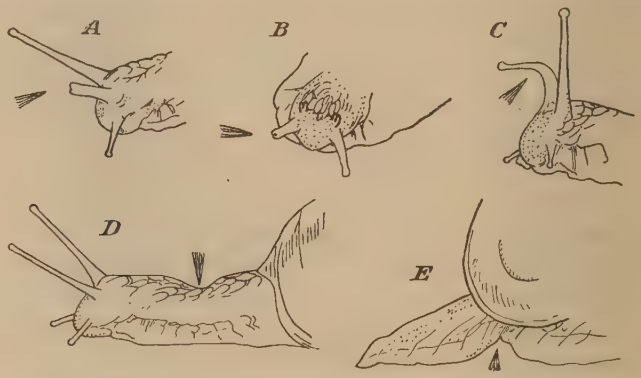
**) Jourdan, E., Les sens chez des animaux inférieures. — Bibl. Scient. Contemp. 320. — Deutsch von Marshall, W., in Weber's Naturwiss. Bibl., III, 1891.

zuwandten, daß dagegen Tiere ohne Augententakel zwar nicht ganz ohne Geruchswahrnehmung sind, aber erst auf 6 cm Entfernung den Riechstoff bemerkten.

Wurden hier nur die Augenträger als Geruchsorgan angesehen, so glaubten Blainville (Manual de Conchyliologie) und einige andere ältere Autoren, nur die vorderen kleinen Tentakel als Riechorgan ansprechen zu müssen.

Eine schon mehr vermittelnde Ansicht äußert Velten (2817*), der auf Grund ähnlicher Versuche, wie sie Moquin-Tandon angestellt hatte, beide Tentakelpaare als Riechwerkzeuge ansprach, eine Ansicht, der auch Flemming u. a. auf Grund anatomisch-histologischer Befunde zustimmten.

Fig. 526.



Helix pomatia. Reaktionen verschiedener Körperstellen bei Annäherung eines mit Kamillenextrakt getränkten Pinsels. *A*) Ommatophoren; *B*) vordere kleine Tentakel nach Entfernung der Augenträger; *C*) Augententakel-Mitte; *D*) Rückenhaut; *E*) Fußrand. — Nach Yung.

Ehe wir zu weiteren, die Frage umfassender behandelnden Arbeiten kommen, seien noch einige andere, heute kaum mehr aufrecht erhaltene Meinungen angeführt. So glaubte Treviranus, daß die Mundschleimhaut zum Riechen diene, während Semper die nach ihm als „Sempersches Organ" benannten Drüsenlappen für ein Geruchsorgan ansieht. Carus sucht dieses an der Atemöffnung, und Leidy (866—869) und Sochaczewer (1026) verlegen den Sitz der Geruchswahrnehmung in die Fußdrüse. Wenn überhaupt, so sind die für die eine oder andere Ansicht angeführten Versuche wenig überzeugend.

Eingehender untersucht dann Dubois (767, 2818**) die Frage an *Helix pomatia.* Er prüfte 15 verschiedene „Riechsubstanzen" und fand, daß die großen Fühler sensibler sind als alle übrigen Punkte der Haut, daß die kleinen Tentakel zwar noch ziemlich allgemein, aber wesentlich

*) Velten, C., De sensu olfactus Gasteropodum. — Dissert. Bonn, 1865 (Lit.-Verz. 2817).

**) Dubois, R., Sur la physiologie comparée de l'olfaction. — C. R. Acad. Paris, CXI, 1890 (Lit.-Verz. 2818).

geringer und langsamer auf den Reiz reagieren und daß die übrige Haut nur gegenüber wenigen Reizstoffen (Benzin, Nitrobenzin) sensibel sei, aber in viel geringerem Maße als die Tentakel. Entgegen Moquin-Tandon stellte er außerdem fest, daß die Reizbarkeit der Ommatophoren nicht nur in den Endanschwellungen lokalisiert, sondern auch am übrigen Teil in gleicher Weise vorhanden ist. Im Prinzip zu dem gleichen Ergebnis kommt dann Nagel (2440), nur daß er auch dem vorderen Kopfteil, speziell den Lippen und der Mundgegend eine Empfänglichkeit für mäßig starke Reize zuschreibt. Er nähert sich damit schon dem Resultat, das Yung (2814) in seiner umfassenden Arbeit bei *Helix pomatia* fand. Brachte Yung einen mit Kamillenextrakt angefeuchteten Pinsel in die Nähe des Ommatophoren, so stülpte sich dieser mehr oder weniger ein (Fig. 526 A), und dauerte der Reiz an, so wendete das Tier seinen Kopf und änderte die Bewegungsrichtung. Wurde ein mehr basal gelegener Teil des großen Tentakels gereizt, so krümmte sich dieser (Fig. 525 C, 527). Die gleichen Resultate erhielt er an den kleinen Tentakeln (Fig. 526 B). Aber auch die Haut ist an allen Stellen empfindlich und wird von der Reizquelle möglichst weggezogen (Fig. 526 D, E). Ein Unterschied besteht jedoch in der Reizbarkeit. Während die Tentakelspitzen schon bei einer Entfernung der Reizquelle von etwa 4 mm reagieren, ist der Tentakel in der Mitte erst bei 2 mm reizbar, die

Fig. 527.

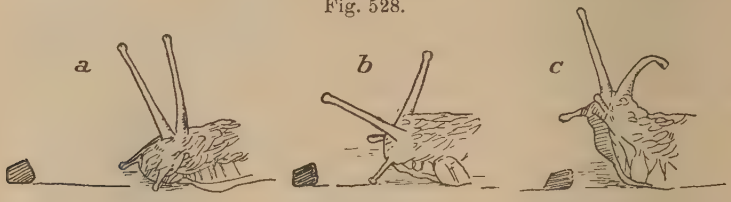
Helix pomatia. Reaktion des großen Tentakels bei Reiz mit Alkohol. — Nach Yung.

Organ	Wasser	Kamillenessenz	Nelkenessenz	Quendelessenz	Lavendelessenz	Terpentinöl	Benzin	Petroleum	Alkohol absolut	Minzenalkohol	Senföl	Kreosot	Chloroform	Ammoniak	Essigsäure	1% ige Osmiumsäure	Kampfer	Thymol	Chloral	Muscat	K-Sulfat
Augententakel, Spitze . .	1	3—4	4	4—5	4—5	5—6	8—10	5—6	5—6	6—8	10—12	8	10—15	20—30	8—10	6—8	5—6	3—4	5	1	4—5
„ Mitte . . .	0	2	2	3	3	—	—	2—3	3	4	5	4	—	—	—	—	—	—	4	—	3
Kleine Tentakel, Spitze .	1	3	3—4	2—3	3	3—4	8—10	4	4	3—4	8—10	6	8—10	10—20	5	5	5	3	4	1	4
Vorderer Fußrand	0	2	2—3	3	2—3	3	5	3—4	3—4	2—3	5	4	5—6	6—7	3—4	4—5	2	1—2	2	—	2
Hinterer „	0	2	2—3	2—3	2—3	3	5	3—4	3—4	2—3	5	3—4	5—6	6—7	3—4	4—5	2	1—2	2	—	2
Rückenhaut, vorn	0	1	1—2	1—2	2	2—3	3	3	3—4	2—3	4—5	3	—	5	3	4—5	1—2	1—2	2	—	2—3
„ hinten . . .	0	1	1	1—2	2	2—3	3	3	3—4	2	4—5	3	—	—	—	4—5	1—2	1—2	2	—	2—3

kleinen Tentakel bei 3 mm, der Fußrand bei 2 mm und die Rückenhaut bei 1 mm Entfernung. Auf diese Weise prüfte Yung eine ganze Anzahl Flüssigkeiten und feste Stoffe und erhielt umstehendes Resultat (die Zahlen bedeuten die Entfernung der Reizquelle in mm, wo der Reiz wirksam wird).

Bemerkenswert hierbei ist, daß auch reines Wasser eine Reaktion auslöste, allerdings nur an den beiden Tentakelspitzen und nur in sehr geringer Entfernung. Da Yung den Augen jede Lichtwahrnehmung ab-

Fig. 528.



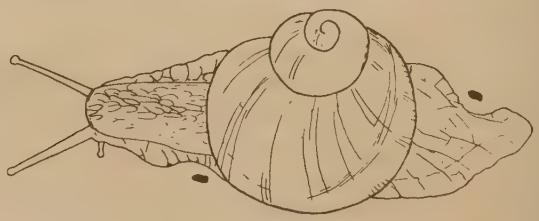
Verhalten von *Helix pomatia* bei Annäherung an ein Stück Kampfer. — Nach Yung.

spricht, so bleibt nur die Annahme einer Geruchswahrnehmung, da eine Temperaturwirkung als höchst unwahrscheinlich abzulehnen sei. Ich glaube aber, daß Yung mit der Annahme, *Helix* sei blind, zu weit geht, und daß hier doch optische und nicht Geruchsreize die Reaktion bedingen (s. S. 1205).

Nähert sich *Helix* auf ihrem Wege einem Stückchen Kampfer, so beginnen in einer Entfernung von etwas weniger als 1 cm zunächst die großen Tentakel mit Ausweichbewegungen, und die Bewegung des Tieres wird langsamer. Dann reagieren die kleinen Tentakel; sie heben sich vom Boden, worauf ein Heben des Kopfes erfolgt und eine seitliche Verschiebung desselben, so daß die Marschrichtung etwas geändert wird (Fig. 528). Beträchtlich ist aber die Abweichung nicht, so daß der relativ nahe am Kampfer vorbeigleitende Fußrand sich unter dem Reiz zurückzieht. Ebenso weicht die Schnecke zwei Kampferstücken, die in weniger als Sohlenbreite voneinander entfernt sind, nicht durch völlige Änderung der Kriechrichtung aus, sondern sie bewegt sich zwischen beiden hindurch, die jeweils gereizten Fußränder möglichst zurückziehend (Fig. 529).

Da selbst sehr stark riechende Stoffe in größerer Entfernung als 4 cm keinen Reiz mehr ausübten, so behandelte Yung noch die Frage, auf welche Weise denn nun *Helix* bei so relativ schlechtem Geruchsvermögen

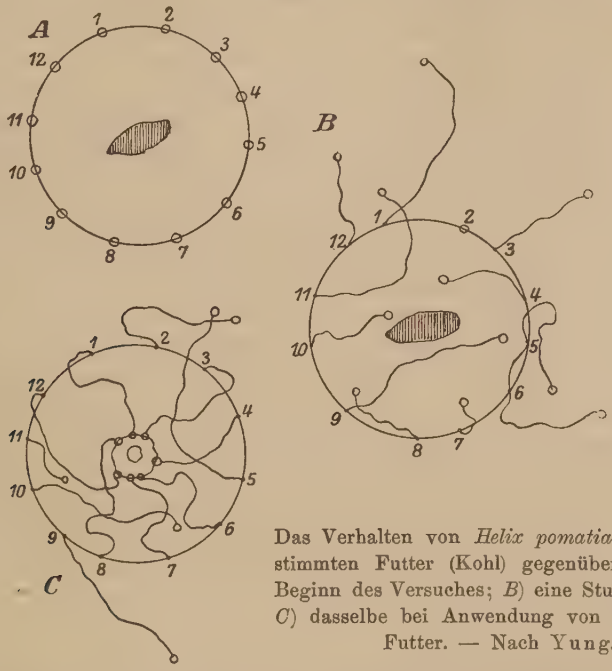
Fig. 529.



Helix pomatia zwischen zwei Kampferstücken hindurchkriechend. — Nach Yung.

ihre Nahrung findet. Er experimentierte hierbei nicht mit künstlichen Riechstoffen, gegen deren Verwendung man schon an sich Einwände erheben könnte, weil sie normalerweise dem Tier nie begegnen werden, sondern mit verschiedenen Futterarten wie Käse, Kohl, Salat, Kartoffeln, Zwiebeln, Äpfel, Garten- und Walderdbeeren und Melonen. 12 *Helix pomatia*, die 8 Tage gehungert hatten, wurden auf feuchter Unterlage an die Peripherie eines Kreises von 80 cm Durchmesser gesetzt mit den Köpfen gegen das Zentrum hin, wo sich ein Kohlblatt befand (Fig. 530 A). Nach einer Stunde hatte kein

Fig. 530.



Das Verhalten von *Helix pomatia* einem bestimmten Futter (Kohl) gegenüber. *A*) Bei Beginn des Versuches; *B*) eine Stunde später; *C*) dasselbe bei Anwendung von Melone als Futter. — Nach Yung.

einziges Tier das Futter gefunden; sie waren in den verschiedensten Richtungen umhergekrochen, z. T. nahe am Kohlblatt vorbei (Fig. 530 B). Erst bei einem Kreisdurchmesser von 40 cm etwa war ein einigermaßen günstiges Resultat zu erzielen. Die Ergebnisse waren im Einzelnen bei je 6 Versuchen:

Futter	Durchmesser des Kreises cm	Von 12 Schnecken waren nach einer Stunde am Futter							Maximale Distanz, bei der das Futter einen Reiz ausübte
		I	II	III	IV	V	VI	Mittel	
Kohlblatt	40	4	2	4	7	6	4	4,5	15—20 cm
	20	—	—	—	—	—	—	9	
Salat	20	2	4	2	0	1	2	1,8	5—6 cm
	10	7	9	9	12	10	9	9,3	
Kartoffel	7	5	4	4	3	2	5	3,8	1—2 cm
Apfel	20	3	4	4	6	2	4	3,8	2 cm
Garten-Erdbeere	20	0	0	2	—	—	—	0,6	1—2 cm
Wald-Erdbeere	20	3	4	4	—	—	—	3,6	
Melone (Fig. 530 C)	100	7	5	2	7	6	7	6	40—50 cm

Auch mit anderen Objekten (Rübe, Karotte, Spinat, Ampfer, Porree, Hahnenkamm, Tomate, Erbse, Bohne, Birne, Pflaume, Aprikose, Pfirsich, Champignon) wurden keine anderen Resultate erziehlt. Sie wurden fast alle erst in etwa 2 cm Entfernung wahrgenommen, nur Pfirsich, Karotte und Rübe wurden etwas besser gefunden. *Helix pomatia* empfindet also den Duft ihrer gewöhnlichen Nahrung erst in einer Entfernung von 1—3 cm, nur Melone bei 50 cm, darüber hinaus gar nichts. Wurden nun den Tieren die beiden großen Tentakel oder auch alle vier Fühler entfernt, so blieben die Reaktionen fast die gleichen und waren nur wenig abgeschwächt. Yung's Resultate geben also letzen Endes der von Cuvier geäußerten Ansicht Recht, daß die gesamte Haut der Geruchswahrnehmung diene.

Von besonderem Interesse mußte es natürlich sein, das Verhalten augenloser Formen kennenzulernen. Herr W. Wächtler hat kürzlich derartige Versuche mit *Caecilioides acicula* angestellt und mir die Ergebnisse in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt. Er verwendete natürliche (Extrakte von Pfifferlingen, Kirschen, Pflaumen, Birnen, Äpfeln, Bananen, Möhren und Kartoffeln, bzw. kleine Stücke davon) und künstliche (Nelkenöl, Bergamottöl, Terpentinöl, Wintergrünöl + Benzylbenzoat) Reizmittel. Zunächst wurden die Stoffe in Kapillaren den Tieren genähert. Dabei war die Reaktion auf die Öle durchweg negativ, d. h. der Geruch wurde — zum Teil auf Entfernungen von 2 cm — als unangenehmer Reiz empfunden, auf den das Tier durch schnelles Zurückziehen der Tentakel, durch Abwenden des Kopfes und Fortkriechen in entgegengesetzter Richtung bzw. durch Rückzug in das Gehäuse antwortete. Ähnlich, nur weniger schreckhaft war das Verhalten gegenüber Bananenextrakt. Kartoffel- und Möhrensaft bewirkten keine Reaktion; nur vereinzelt ist ein leichtes Vorstrecken der Tentakel nach der Reizquelle hin zu beobachten. Bei Anwendung von Pfifferlingsextrakt, Kirsch- und Birnensaft aber war schon bei Entfernungen von 5—10 mm ein deutliches Hinwenden und -kriechen der Schnecken zur Reizquelle festzustellen. Pfifferlingsextrakt veranlaßte sogar ganz oder teilweise ins Gehäuse zurückgezogene Tier zum Ausstrecken.

In einer zweiten Versuchsreihe wurde die Reizquelle in der Mitte einer Petrischale aufgestellt und die Tiere in 4 cm Entfernung davon ausgesetzt. Bei Anwendung von Ölen krochen die Schnecken zunächst auf die Reizquelle zu und änderten erst bei etwa 5 mm Entfernung die Richtung, d. h. sie wandten sich ab. Wächtler schließt daraus, daß der schwache Reiz positiv, erst der stärkere negativ wirke. Merkwürdigerweise verliefen Versuche mit Pilzstücken ziemlich ergebnislos. Nur in einem Falle war eine Bewegung auf ein 2,5 cm entferntes Stück zu beobachten, doch kroch die Schnecke dann in 3—4 mm Entfernung daran vorüber. Immerhin kann man Wächtler rechtgeben, wenn er der *Caecilioides* ein gutes Geruchsvermögen und eine gute Witterung für die Reizrichtung zuspricht. Bei der Blindheit der Tiere wird ja schließlich auch dieser Sinn zu einem wesentlichen Orientierungsfaktor werden müssen.

Bei *Poiretia* (*Glandina*) *algira* beobachtete Wächtler (2818a*), daß das Tier sofort auf einen Regenwurm loskroch, wenn dieser in 2—3 cm Entfernung war.

Daß auch *Limax maximus* sofort auf Pilze zukriecht, wenn ein Luftzug dem Tiere Kenntnis von dem Vorhandensein bringt, konnte Stahl (618) zeigen. Daß unter diesen Umständen eine Witterung auf größere als von Yung und Wächtler angegebene Entfernungen möglich ist, leuchtet ohne weiteres ein. Und auch nur so sind wohl die Angaben von Adams (438) zu verstehen, nach dem *Limax maximus* auf 1,8 bis 2,4 m die veränderte Lage des Futters bemerkte. Trotzdem scheint es fast, als reagiere *Limax* doch noch feiner als *Helix*.

Liegt also für die Stylommatophoren klar, daß sie über einen Geruchssinn verfügen, so ist diese Frage für die Basommatophoren weniger sicher. Als Geruchsorgan können wir hier zunächst nur diejenigen Sinnesorgane auffaßen, die Plate (1964) als Respiroreceptoren, Atmungsgeruchsorgane, bezeichnet, Sinnesorgane, die dicht hinter und über dem Atemloch liegen. Man nimmt an, daß das Osphradium zur Prüfung des Atemwassers diene. Ob freilich diese Annahme richtig ist, steht noch nicht über jedem Zweifel. Am energischsten ist Nagel (2440) dagegen aufgetreten. Er hatte sich überzeugt, daß die Atemhöhle der Wasserschnecken „und ganz speziell ihre Mündung gegen chemische Reize hervorragend unempfindlich ist. Dampfförmige und flüssige Reizstoffe bleiben hier gleichermaßen ohne Wirkung.“ Auch Dawson (2085) kommt für *Physa* zu dem gleichen Schluß. Anderseits fand Piéron (2141) bei *Lymnaea stagnalis* und *Lymnaea auricularia*, daß gegenüber Anis, Lauch, Minze, Benzoë und Kampfer nicht nur der Fußrand bis weit nach hinten und der Kopf, sondern vor allem auch der Bezirk des Osphradiums stark reagiere und das Pneumostom sofort geschlossen bzw. bei andauerndem Reiz geschlossen gehalten wird. Hier bedarf es erneuter Untersuchungen, ehe Abschließendes gesagt werden kann.

Verfügen nun die Süßwasserschnecken noch über andere Geruchsorgane? Wenn wir mit Nagel die Geruchsorgane als Receptoren gasförmiger Stoffe, die Geschmacksorgane als Receptoren flüssiger Stoffe definieren wollen, dann würden weitere Geruchsorgane nicht in Frage kommen. Folgen wir v. Buddenbrock, nach dem der Geschmackssinn lediglich in dem Dienste der Nahrungsaufnahme steht, der Geruchssinn aber dem Organismus Kunde gibt von Dingen, die räumlich häufig um ein Bedeutendes, von ihm getrennt sind, dann müßten Reaktionen anderer Körperteile der Basommatophoren als der Mund und seine Umgebung auf flüssige Stoffe als Geruchswahrnehmung anzusprechen sein. Es ist hier nicht der Raum, den ganzen Fragenkomplex kritisch zu würdigen. Es scheint mir aber zweckmäßig, v. Buddenbrock's Definition für den Geschmack anzunehmen,

*) Wächtler, W., Zur Biologie der Raublungenschnecke *Poiretia* [*Glandina*] *algira* Brug. — Zool. Anz. LXXII, 1927 (Lit.-Verz. 2818a).

die Reaktionen aber, die, vor allem im Wasser, bei direkter Berührung des Reizstoffes mit den Sinneszellen ausgelöst werden, zusammenzufassen als

2. Chemischer Sinn (s. str.).

Hier sind zunächst die Versuche von Nagel (2440) zu nennen, die er mit *Lymnaea stagnalis*, *L. palustris*, *Planorbis corneus*, *Pl. carinatus* und *Pl. marginatus* ausgeführt hat. Danach zeigt der größte Teil der Haut, namentlich auch der Mantel, keine chemische Reaktion, höchstens bei Anwendung allerstärkster Reize. So füllte Nagel bei einer an der Oberfläche des Wassers kriechenden *Lymnaea* „den ganzen Hohlraum der Schale, welcher vom Mantel begrenzt wird," mit Chininbisulfat, „ohne daß zunächst irgendeine Reaktion bemerkbar wurde. Erst nach 15—30 Sekunden zieht sich die Schnecke langsam in ihr Haus zurück, kommt dabei mit dem Kopfe in die reizende Substanz und kontrahiert sich nun sofort heftig." Das gleiche Resultat erhielt er bei Anwendung von konzentrierter Lösung von Kaliumbichromat, Cocain 1 : 20, Essigsäure 1 : 250 oder Strychnin 1 : 150. Anders verhalten sich dagegen die Fühler und der ganze Rand des Fußes. Hier bewirkte schon die geringste Menge eines indifferenten Stoffes sofortige, lokale Kontraktion.

Eine allgemeine Reaktion der gesamten Körperoberfläche gegen chemische Stoffe stellten dann Arey u. Crozier (2813) bei *Oncidiella floridana* fest. Dabei war der Fuß weniger sensibel als die Rückenfläche. So hörten bei Verwendung von *HCl* die Reaktionen schon bei einer Verdünnung von M/300 auf, während der übrige Körper noch bis zu M/500 reagierte. Noch auffallender war der Unterschied bei Pikrinsäure, wo M/50 Verdünnung am Fuß nur noch schwache Reaktionen auslöste, während für den übrigen Körper die Grenzverdünnung fast M/3000 betrug. Im allgemeinen ließen sich hinsichtlich der Wirkungsintensität folgende Reihen deutlich erkennen:

$$Na > Li > K > NH_4 \quad \text{und} \quad J > Cl > NO_3 > Br.$$

Und endlich dürfte auf dem chemischen Sinn auch das Erkennen von Feinden beruhen, wie es Degner (2087) für *Physa fontinalis* gegenüber ihrem Hauptfeind dem Egel *Glossosiphonia* nachwies. Sobald die Schnecke mit ihren Mundlappen oder dem Mantelrand bzw. den Mantellappen, nicht aber mit den Tentakeln, mit dem Wurm in Berührung kommt, schleudert sie ihr Gehäuse mit heftigen Bewegungen etwa kreisförmig von rechts nach links und befreit sich auf diese Weise. Diese Reaktion konnte auch ausgelöst werden, wenn die Schnecke mit einem Holzstäbchen berührt wurde, mit dem vorher einige Male über den Egel gestrichen worden war, d. h. die Reaktion beruht sicher auf einem spezifisch chemischen Reize.

Vergleichen wir, von dem zuletzt genannten speziellen Fall abgesehen, die Ergebnisse der wenigen Untersuchungen, so scheint eine wesentliche Übereinstimmung hinsichtlich der Verteilung dieser Reaktionsstellen mit der der Geruchsreceptoren vorzuliegen, d. h. wir können doch wohl nur von Chemoreceptoren sprechen.

3. Der Geschmack.

Entsprechend oben angenommener Definition können wir den Geschmackssinn nur am Mund und in dessen nächster Umgebung, höchstens noch an den Innenseiten der vorderen Mundhöhle lokalisiert denken. Die Fähigkeit, unter verschiedenen Nahrungsmitteln zu unterscheiden, war schon längst bekannt; zeigten doch manche Schnecken für gewisse Stoffe auffallende Vorliebe, während andere eben dieses Futter mieden. Vor allem ließ sich auf Grund der Stahlschen Untersuchungen (618) dieser Schluß folgern: Pflanzen, die im frischen Zustand gewissen Schnecken nicht oder fast nicht zusagten, wurden, nachdem sie ausgelaugt waren, ohne Zögern angenommen, oder umgekehrt. Die Annahme eines Geschmackssinnes konnte dann Nagel (2440) durch eine Reihe Versuche sicherstellen. Zunächst zeigte sich gegenüber den schon obengenannten chemischen Stoffen die Unterlippe, überhaupt die ganze Mundgegend, am empfindlichsten. Wirkten diese Stoffe abstoßend, d. h. negativ, so lösten dagegen süße Substanzen z. T. lebhafte Leckbewegungen aus. Wurde einer an der Glaswand kriechenden *Lymnaea* auf die frei ins Wasser ragende Oberlippe Zuckerlösung gebracht, „so hob augenblicklich die Schnecke den Kopf vom Glase ab und öffnete den Mund, um die Flüssigkeit einzusaugen". Dabei wirkten aber nicht alle süßen Stoffe in gleicher Weise, und *Lymnaea* reagierte zum Teil verschieden von *Planorbis corneus*. Eine 10—20%ige Lösung von Traubenzucker schien beiden angenehm zu sein. Rohrzucker in gleicher Konzentration wurde von *Lymnaea* eingezogen, schien aber *Planorbis* in unangenehmer Weise zu reizen; erst viel schwächere Lösungen wurden von dieser angenommen. 40—50%ige Rohrzuckerlösung war auch den Lymnaeen unangenehm. Milchzucker löste bei *Lymnaea* keine merkbare Reaktion aus, hatte aber bei *Planorbis* den gleichen Erfolg wie Traubenzucker. In allen Fällen waren aber individuelle Schwankungen zu bemerken; so auch bei Glyzerin, das bald gar keine, bald heftige Abwehrreaktion auslöste.

Besonders interessant aber war das Verhalten gegenüber Saccharin. Nagel wählte eine Lösung, die seinem Geschmackssinn nach gleich „süß" wie eine Zuckerlösung, aber natürlich weit weniger konzentriert war. Davon ein Tropfen an die Mundgegend einer *Lymnaea* gebracht, löste heftigste Abwehrreaktion aus. Da nun das Saccharin einen leicht bitteren Beigeschmack hat, nahm Nagel Zuckerlösung, der er Chinin zusetzte. Die Schnecke aber ließ sich dadurch in keiner Weise von den Leck- und Saugbewegungen abhalten, d. h. also, *Lymnaea* muß die Fähigkeit besitzen, zwischen Zucker und Saccharin zu unterscheiden, es zu schmecken. Auch Dawson (2085) konnte ähnliche Resultate bei *Physa* erzielen.

Eingehender beschäftigt sich dann Hanström (2816) mit dieser Frage. Er arbeitete mit *Cepaea hortensis* und *Lymnaea stagnalis*. Als Reizstoffe wählte er Pikrinsäure, Rohrzucker, Schwefelsäure und Kochsalz und suchte durch verschiedene Konzentrationen die Reizschwellen festzulegen. Er fand:

Cepaea hortensis

Reizstoff	Konzentration %	Reaktion
Pikrinsäure . .	1	augenblickliche Abwehrreaktionen
	0,2	deutliche Abwehrreaktionen
	0,15	schwache, aber deutliche Abwehrreaktionen
	0,1	keine Abwehrreaktionen
Rohrzucker . .	40	aufhörende oder langsamere Bewegung, gleichzeitig Abwehr- und Leckbewegungen
	30	kaum Abwehr-, aber deutliche Leckbewegungen
	20—8	keine „ „ „ „
	5	keine Abwehr-, aber undeutliche Leckbewegungen
	2	keine Reaktionen
Schwefelsäure .	1	gewaltige negative Reaktionen
	0,1—0,04	deutliche „ „
	0,03	undeutliche „ „
	0,02	keine sichtbaren Reaktionen
Kochsalz	1	kräftige negative Reaktionen
	0,3	deutliche „ „
	0,2	schwache „ „

Lymnaea stagnalis

Pikrinsäure . .	0,2	deutliche negative Reaktionen
	0,1	„ „ „
	0,05	deutliche, aber schwache negative Reaktionen
	0,04	keine deutlichen Reaktionen
Rohrzucker . .	—	Abwehrbewegungen nur beim ersten Verwenden kräftiger (80—70%) Lösungen, dann Kau- und Leckbewegungen und immer positive Chemotaxis
Schwefelsäure .	0,1	deutliche negative Reaktionen
	0,05	„ „ „
	0,04	keine sicheren Reaktionen
Kochsalz	0,5	deutliche negative Reaktionen
	0,4	„ „ „
	0,3	keine sicheren Reaktionen

Als untere Konzentrationsgrenze, die nicht ganz exakt der Reizschwelle entspricht, ergibt sich also:

	Pikrinsäure	Rohrzucker	Schwefelsäure	Kochsalz
Cepaea hortensis . .	0,15	etwa 8	0,03	0,2
Lymnaea stagnalis .	0,05	nicht festzustellen	0,05	0,4

Haben wir in den bisher genannten Arbeiten stets nur den Mund und seine Umgebung als Sitz des Geschmackssinnes kennengelernt, so sind doch auch gegenteilige Ansichten geäußert worden. Piéron (2141) legte einer

Lymnaea auf die Mundregion verschiedene Stoffe, wie Kalkkörner, Quarz, Gips, Pfeffer, Salz, Chinin, Zucker, und beobachtete, daß sie ohne jede Unterscheidung aufgenommen wurden. Normalerweise aber fresse *Lymnaea* nur das, was sie vorher mit dem Vorderrand des Fußes berührt habe. Piéron schließt hieraus, daß nur dort die Geschmacksfähigkeit lokalisiert sein könne. Eine solche Schlußfolgerung scheint indessen nicht ganz richtig zu sein. Zweifellos besitzt der Vorderfuß Chemoreceptoren, wie ja auch andere Untersucher festgestellt haben, aber daß der Mundregion jeder Geschmackssinn fehlen soll, bedarf zum mindesten einer Nachprüfung.

4. Thermischer Sinn.

Über den thermischen Sinn liegen nur vereinzelte Angaben vor. Das allgemeine Verhalten der Schnecken bei verschiedenen Temperaturen, die Änderung des Stoffwechsels, die Lebensgrenze u. a. gehört nicht hierher und ist schon anderen Ortes erwähnt worden. Vielmehr kann es sich hier nur um das Verhalten bei schärfer lokalisierten thermischen Reizen handeln. Daß die großen Tentakel wärmeempfindlich sind geben unter anderen auch Kennel (2819*) und Yung (2812) an. Genauere Untersuchungen haben dann wohl erst Arey u. Crozier (2813) bei *Oncidiella floridana* angestellt. Ein auf etwa 50 bis 60° erhitzter Glasstab rief bei Annäherung an allen Teilen des Körpers Reaktionen hervor, die denen durch Berührungsreiz ausgelösten durchaus ähnlich, nur heftiger waren. Als minimalste wirksame Temperatur fanden sie 45°. Bemerkenswert ist nun, daß ein Tier, das durch mechanische Reize bis zum Zusammenrollen gebracht war, und auf weitere Reize gleicher Art keine Reaktion mehr zeigte, bei Annäherung eines heißen Glasstabes eine scharfe lokale Kontraktion erkennen ließ. Die Untersucher schließen daraus, daß ein „Hitzesinn" physiologisch verschieden vom „Tastsinn" sei. Ganz zwingend erscheint mir diese Schlußfolgerung nicht, und weitere Versuche wären wünschenswert.

Kälteempfindlichkeit ist höchstens ganz allgemein anzunehmen.

Bei dem Mangel an Untersuchungen über den Wärmesinn ist es sehr zu begrüßen, daß mir Herr Wächtler seine diesbezüglichen Beobachtungen an *Caecilioides acicula* bereitwilligst zur Verfügung gestellt hat. Als Reizquelle benutzte er einen Thermokauter mit stumpfer und spitzer Nadel, deren Ende dem Versuchstier in 1 bis 4 cm Entfernung und etwa 0,5 cm Höhe vorgehalten wurde. Die Schnecken reagierten auf den Wärmereiz zuerst durch Rückziehen der großen Tentakel, dann durch Abwenden des Kopfes und schließlich, nach dem Wiederausstrecken der Tentakel, durch Wegkriechen in einer der Reizquelle abgewendeten Richtung. Bei zu starkem Reiz zogen sich die Tiere in das Gehäuse zurück. Die Ergebnisse waren die folgenden:

*) Kennel, P. v., Contributions à l'étude des fonctions des grands tentacules des Limaces rouges (*Arion rufus*). — C. R. Acad. Paris, CLVI, 1913 (Lit.-Verz. 2819).

Versuchsnummer	Entfernung der Nadel vom Tier cm	Zeit, nach welcher die Reaktion eintrat Sek.	Art der Reaktion
		A. Mit glühender Nadel	
1	1	4	Zurückziehen der Tentakel und des Kopfes
2	2,5	13	Abbiegen des Kopfes und Wegkriechen in einer der Nadel abgewendeten Richtung
3	4	$2^1/_2$	
4a	3	4	
4b	1,5	20	Zurückziehen in die Schale
5a	1,5	$5^1/_2$	Abbiegen des Kopfes
5b	1,5	22	
		B. Mit nichtglühender heißer Nadel	
6a	1	2	Abwenden
6b	1	7	Zurückziehen in die Schale
7	1,5	12	Zurückziehen der Tentakel
8	0,75	10	Zurückziehen in die Schale
9	1,5	25	Abwenden
10	1,5	$9^1/_2$	Zurückziehen der Tentakel.

Hieraus geht nun einmal hervor, daß die Tiere individuell verschieden reagieren (z. B. Nr. 9 und 10) und dann, daß bei sofortiger Wiederholung des Reizes am selben Tier die Reaktion erst nach viel längerer Zeit erfolgt (z. B. Nr. 5 und 6). Die Temperaturerhöhung, die der Thermokauter hervorrief, war sehr gering; sie betrug:

in 1 cm Entfernung nach 8 Sekunden $^2/_{10}{}^0$,
„ 2 „ „ „ 4 „ $^2/_{10}{}^0$,
„ 4 „ „ „ 22 „ $^2/_{10}{}^0$.

Caecilioides reagiert also sehr fein, eine Tatsache, die bei diesem subterran lebenden Tier nicht sehr verwunderlich sein kann. In erster Linie dürften die großen Tentakel den Reiz perzipieren.

5. Galvanotropismus.

Über galvanotrope Reaktionen bei Pulmonaten fehlen Untersuchungen fast ganz. Nur Nagel (2820*) hat hier verschiedene Versuche an *Lymnaea stagnalis*, *Planorbis corneus* und *Pl. marginatus* angestellt. Er brachte in die Nähe eines in flachem Wasser kriechenden Tieres zwei Poldrähte einer konstanten Stromquelle und beobachtete, daß die beiden Elektroden ungleich stark auf die Schnecke wirkten und daß die eine bei Stromschluß, die andere bei Öffnung wirksam war; es erfolgte eine lokale Kontraktion des Körpers. Das Resultat war:

*) Nagel, W., a) Beobachtungen über das Verhalten einiger wirbelloser Tiere gegen galvanische und faradische Reizungen. — Pflügers Arch. ges. Phys., LI, 1892; b) Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wassertieren. — Ibid., LIII, 1892; c) Über Galvanotaxis. — Ibid., LIX, 1895 (Lit.-Verz. 2820a—c).

Stromintensität	Anoden-schließung	Anoden-öffnung	Kathoden-schließung	Kathoden-öffnung
schwach	Z(uckung)	R(uhe)	R	R
stark	Z	R	R	Z

Die Anodenreizung ist die stärkere.

Die Körperstellen nun, die anodische Empfindlichkeit aufweisen, fallen zusammen mit denjenigen, die auf chemische Reize reagieren. Am sensibelsten sind die Lippen, dann folgen die Fühler und der vordere Rand des Fußes, dann der übrige Fußrand, die Vorderseite des Kopfes und schließlich, nur wenig reizbar, der Mantelrand.

Ein Vergleiches halber angestellter Versuch mit einer unter Wasser befindlichen *Cepaea hortensis* (2820b) ergab ähnliche Resultate.

Neben dieser anodischen Empfindlichkeit beobachtete nun Nagel auch echten Galvanotropismus (2820c). Diese Versuche gelangen am besten mit jungen, etwa 1 cm langen Lymnaeen, während größere Tiere und Planorben weniger gut reagierten. Es wurden 20 Tiere möglichst gleichmäßig im Versuchsbecken verteilt. Sobald die Tiere umherkrochen, wurde der Strom geschlossen, wobei die Elektroden (Zinkplatten) an beiden Enden des Behälters angebracht waren. „Im Moment des Stromschlusses erfolgt die erwähnte Anodenerregung, welche indessen in wenigen Sekunden wieder nachläßt. ... Sofort aber macht sich jetzt die Tendenz bemerkbar, den Kopf von der Anode weg und zur Kathode hin zu wenden.“ Nach 20 bis 30 Sekunden hatte die Mehrzahl der Tiere den Kopf und nach weiteren 30 Sekunden den ganzen Körper, der vorher senkrecht zur Stromrichtung gestanden hatte, kathodenwärts orientiert und begannen, wenn überhaupt, auf die Kathode zu zu kriechen.

Obwohl nun nur an den für chemische Reize empfindlichen Körperstellen die galvanische Reaktion auftritt, nimmt Nagel keine direkte elektrische Reizung der „Geschmacksorgane“ an, sondern eine solche auf dem Umwege durch elektrolytische Prozesse. Da aber die Sinnesorgane als Wechselsinnesorgane angesehen werden, müsse die galvanische Reizung nicht notwendigerweise die gleiche Empfindung hervorrufen wie ein chemischer Reiz.

Weitere Untersuchungen in dieser Richtung scheinen nicht unternommen worden zu sein.

IV. Der Lichtsinn.

Über den Lichtsinn der Pulmonaten finden sich eine ganze Anzahl Angaben, aber wirklich durchgreifend ist wohl nur die Arbeit von v. Buddenbrock (2237). Man kann mit ihm (2725) „die Gesamtheit der durch Lichtreiz bedingten Bewegungsreaktionen der Tiere in zwei große Gruppen einteilen; in Bewegungen, die zur Lichtquelle irgendwie gerichtet sind, kurz: gerichtete Bewegungen, und in solche, die diese Beziehung vermissen lassen: ungerichtete Bewegungen“. Beginnen wir mit letzteren, die biologisch weniger wichtig sind.

1. Der Schattenreflex.

Nagel (2439) hatte bei *Helix pomatia* und *Cepaea hortensis* beobachtet, daß bei plötzlicher Beschattung ein heftiges Zurückzucken erfolge, meist nur des Kopfes, bisweilen auch des ganzen Körpers, der sich dabei sogar in das Gehäuse zurückziehen kann. *Arianta arbustorum* zeigte diese Beschattungsreaktion schwächer, und bei Nacktschnecken (*Agriolimax agrestis*) soll sie nur die Fühler ergreifen. Diese „höchst lebhafte und charakteristische Reaktion tritt nun fast eben so plötzlich ein, wenn man das Tier einige Zeit (Minuten, Stunden oder Tage) vor dem Versuch seiner Augen beraubt hat". Nagel schloß daraus, daß „die Organe dieser Wahrnehmung nicht, oder jedenfalls nicht allein die Augen sind, sondern die Haut des Körpers". Bemerkenswert ist nun, daß nach wenigen Wiederholungen bereits die Reaktion nur schwach ausfällt oder ganz ausbleibt. Indessen scheinen aber auch individuelle Verschiedenheiten aufzutreten. So konnte v. Buddenbrock (2236) die Beschattungsreaktion für *Helix pomatia* sofort bestätigen, nicht aber für die nach Nagel noch erregbarere *Cepaea hortensis*. Auch Franz (2312) konnte lange Zeit weder bei *Helix pomatia* noch bei *Cepaea nemoralis* die Reaktion beobachten, bis es ihm schließlich doch bei *Xerophila variabilis* sehr deutlich gelang. Zugleich konnte er bestätigen, daß die Reaktion auch bei Tieren, deren Augen amputiert waren, eintrat. Trotz gelegentlicher negativer Ergebnisse darf man wohl annehmen, daß bei plötzlicher Beschattung das Zurückzucken erfolgt und daß die Nagelsche Schattenreaktion auf dem Hautlichtsinn beruht. Bemerkenswert ist aber, daß *Helix pomatia* diese Reaktion nicht ausführt, wenn sie selbst in den Schatten kriecht.

Von besonderem Interesse ist nun das Verhalten zweier augenloser Schnecken. Die eine Art, *Oncidiella floridana*, wurde von Arey u. Crozier (2813) untersucht. Eine plötzliche Beschattung des Vorderendes der Rückenfläche löste ein scharfes Einziehen des Kopfes aus und ein momentanes Aufhören des Kriechens. Wurde das Hinterende des Notums beschattet, so erfolgte die gleiche Reaktion, nur weniger deutlich, während sie bei Reizung der Tentakel völlig ausblieb. Wie bei *Helix*-Arten klingt die Reaktion bei Wiederholung rasch ab. Auffallend ist nun aber, daß *Oncidiella*, wenn sie aus einem schmalen hellen Lichtstreif, dem sie infolge ihres negativen Phototropismus zu entfliehen sucht, mit dem Vorderende in das Schattengebiet gerät, hier scharf zurückzuckt und so zunächst auf das Licht beschränkt bleibt. Sie macht aber sogleich erneute Fluchtversuche. Da nun, wie eben erwähnt, der Beschattungsreflex sehr rasch abklingt, so gelingt es dem Tier schließlich nach wenigen Versuchen, in die Dunkelheit zu kommen.

Die andere Art, *Caecilioides acicula*, eine subterran lebende Form, wurde von Wächtler beobachtet; seine Befunde sind mir in entgegenkommender Weise zur Verfügung gestellt worden. Belichtete er eine auf der Erde kriechende Schnecke plötzlich, so bäumte sich der Vorderkörper

auf. Die Lebensweise der *Caecilioides* macht es verständlich, daß hier nicht Beschattung, sondern gerade Belichtung einen analogen Reflex auslösen mußte. Plötzliche Beschattung blieb ohne jede Wirkung. Allerdings ist hier noch unsicher, ob wir es mit einer der Nagelschen Beschattungsreaktion analogen Reizbeantwortung zu tun haben oder nicht vielmehr, wie Wächtler annehmen möchte, mit der v. Buddenbrockschen Aufbäumbewegung, die zwar auch nach Beschattung eintritt, aber nicht eine „Schreckreaktion" ist, sondern eine Suchbewegung. Wir kommen später darauf zurück (s. S. 1202).

2. Photokinetische Reaktion.

Soweit ich sehe, findet sich nur für eine Lungenschnecke eine Angabe von Reaktionen, die als photokinetische bezeichnet werden könnte. Sowohl Dawson (2095) wie Kanda (2374) geben für *Physa* an, daß sie sich bei völliger Dunkelheit nicht bewegt, weshalb bei geotropischen Versuchen mit dieser Art das die Resultate notwendigerweise beeinflussende Licht nicht ganz ausgeschaltet werden konnte. Ob andere Arten Ähnliches zeigen, wissen wir nicht, doch ist sicher, daß Formen wie *Limax* und *Helix* auch in absoluter Dunkelheit umherkriechen (s. S. 1202).

3. Richtungssehen.

a) Die Tonusfunktion des Auges.

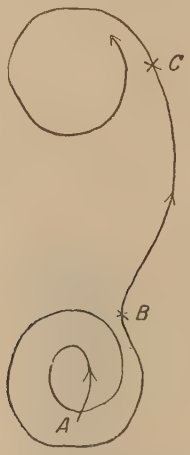
Daß die Tonusfunktion des Auges, d. i. die Tatsache, daß das Auge in analoger Weise wie etwa die Statocysten, den Tonus gewisser Muskelgruppen beherrscht, auch für die Landpulmonaten besteht, konnte v. Buddenbrock (2237) feststellen. Amputierte er einer *Cepaea nemoralis* oder *Arianta arbustorum* das eine Auge, so kroch die jetzt einäugige Schnecke im allgemeinen nicht mehr geradeaus, „sondern zeigte das deutliche Bestreben, sich in einer Kurve zu bewegen, die ins Dunkle führte, d. h. der amputierte Fühler war dem Kurvenmittelpunkt zugekehrt" (Fig. 531). Offenbar bewirkte hier jedes Auge eine tonische Kontraktion der Längsmuskeln des „Halses" auf der Gegenseite. „Fällt das Licht von oben ein, so bewegt sich das Tier, da die Tonuswirkung dann in allen Lagen gleich ist, etwa in einem Kreise oder in praxi in einer enggewundenen Spirale. Die Größe dieses Kreises, d. h. die Stärke der Tonuswirkung ist von der Lichtintensität abhängig und ihr in gewissem Sinne umgekehrt proportional. Bei Lichtverringerung wird der Bogen, den die Schnecke beschreibt, sofort

Fig. 531.

Bewegungskurve einer einseitig geblendeten, negativ phototropen Schnecke. – Nach v. Buddenbrock.

flacher“ (Fig. 532). Von dieser Tatsache kann man sich auch am normalen Tier sofort überzeugen, wenn man dem geradlinig kriechenden Tier einen schwarzen Schirm seitlich vorhält. Die Schnecke wird fast stets nach diesem hin abbiegen (Fig. 533).

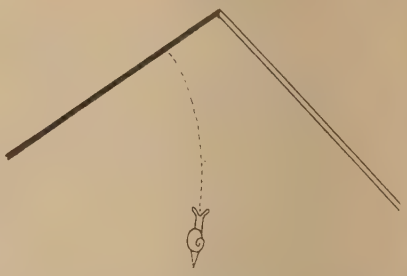
Fig. 532.



Bewegung einer links operierten *Arianta arbustorum* bei Oberlicht. Von *A*—*B* starkes Licht, von *B*—*C* schwaches, dann wieder starkes Licht. — Nach v. Buddenbrock.

Zu diesem einen, zweifellos richtungsbestimmenden Faktor kommt aber nun nach v. Buddenbrock mindestens noch ein zweiter, die

Fig. 533.

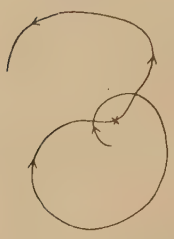


Ablenkung einer Schnecke nach der dunkleren Seite durch die Tonuswirkung der Augen. Schema. Nach v. Buddenbrock.

b) Lichtkompaßbewegung.

Zur Analyse dieser Lichtreaktion ging v. Buddenbrock aus von den Kompensationsbewegungen bei Drehung der Unterlage. Brachte er *Arianta arbustorum* unter eine auf einer Drehscheibe befindliche Glasglocke und drehte er diese langsam (eine Umdrehung in 3 Minuten) um große Winkelbeträge, so reagierte das Tier mit einer kompensatorischen Bewegung, d. h. es bewegte sich in einer zum Sinne der Scheibendrehung gegenläufigen Kurve (Fig. 534). Eine derartige Kompensationsbewegung hatte bereits Schäfer (2821*) bei *Cepaea nemoralis* beobachtet. Die Tiere, mit dem Körper radial und dem Kopfe peripherwärts auf die Drehscheibe gelegt, kehrten bei langsamer Drehung fast ausnahmslos den Kopf gegen die Richtung der Drehung oder krochen bei anhaltender Rotation nach der Mitte der Scheibe, oft spiralförmig entgegen der Drehrichtung. Schäfer hielt nun diese Reaktionen für statische Reaktionen, analog dem Dreh-

Fig. 534.



Kompensationsbewegung einer Schnecke auf der Drehscheibe. Bei *x* Umkehr der Drehrichtung der Scheibe. — Nach v. Buddenbrock.

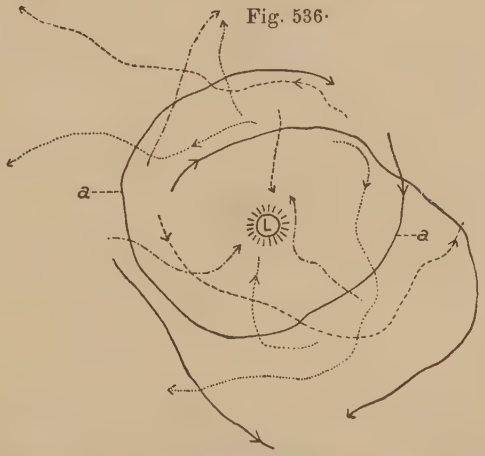
*) Schäfer, K. L., Über den Drehschwindel bei Tieren. — Zeitschr. Psych. Physiol. Sinnesorg., 1891; Naturwiss. Wochenschr., VI, 1891 (Lit.-Verz. 2821).

schwindel der Wirbeltiere. Aber schon Radl*) brachte die Erscheinung in Beziehung zum Licht, ohne jedoch weitere Schlüsse daraus zu ziehen. Daß tatsächlich die Reaktion nicht statischer Natur ist, konnte v. Buddenbrock dadurch zeigen, daß Schnecken, denen die Augenfühler weggenommen waren, keinerlei Kompensationsbewegungen erkennen ließen**). Aber auch die Tonuswirkung des Auges kann nicht die Ursache sein. Brachte v. Buddenbrock eine rechts amputierte Schnecke, die sich zufolge der Tonuswirkung im Uhrzeigersinne bewegte, auf die Drehscheibe, so ließ sich dadurch eine Bewegung der Schnecke gegen den Uhrzeiger erzwingen (Fig. 535), d. h. es muß also ein neuer, optischer Faktor neben der Tonuswirkung existieren, eben die Lichtkompaßbewegung, die darauf

Fig. 535.

Kriechspur einer rechtsgeblendeten Schnecke. ——— sich selbst überlassen; - - - - - - - bei Drehung auf der Drehscheibe im Uhrzeigersinn. — Nach v. Buddenbrock.

Fig. 536.



Lichtkompaßbewegung von *Cepaea nemoralis* unter Einwirkung der Lichtquelle L. Nach v. Buddenbrock.

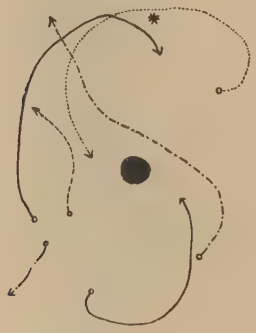
beruht, daß das Tier seine relative Lage zum Licht für einige Dauer beibehält. Ist diese Lichtquelle nahe, so daß ihre Strahlen nicht parallel, sondern radiär verlaufen, so führt die Beibehaltung des gleichen Richtungswinkels zu einer krummen Bahn um die Lichtquelle herum. Setzte nun v. Buddenbrock in eine ringsum mit weißen Kartonstücken umstellte Arena bei mattem Licht eine Anzahl *Cepaea nemoralis*, so beobachtete er ganz verschiedene Kriechspuren (Fig 536); es gab positiv und negativ reagierende Tiere, aber auch eine Anzahl, die eine Kurve durchmaßen, die zum Teil in überzeugender Weise (z. B. *a* in Fig. 536) das Gleichbleiben der relativen Lage zur orientierenden Lichtquelle dartun.

*) Radl, E., Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. — Leipzig 1903.

**) Die Möglichkeit, daß Geruchsempfindungen zugrunde liegen, ist dadurch ausgeschaltet, daß sich die Tiere unter einer Glasglocke befinden; aus dem gleichen Grunde kommen auch keine rheotropen Reize durch Luftzug in Frage.

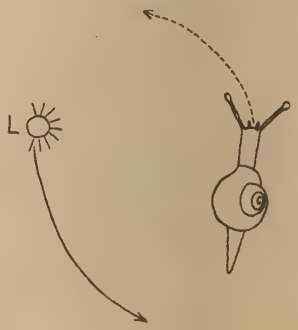
Bemerkenswert ist nun, daß sich die Schnecken auch, im Gegensatz zu den Insekten zum Beispiel, nach einem dunklen Körper, der ihnen in einer Umgebung von sonst gleichmäßiger Helligkeit geboten wurde, orientieren können, wie v. Buddenbrock bei einem Versuch mit *Arianta arbustorum* beweisen konnte (Fig. 537). Er hatte den Eindruck, daß *Cepaea* öfter hellere Objekte, *Arianta* dagegen dunklere als Orientierungspunkte wählte. Es mag dies darin seine Erklärung finden, daß letztere Art ausgesprochen negativ phototrop reagiert (leucophob ist), während *Cepaea* eher leucophil ist. Das Vorhandensein der Lichtkompaßbewegung ließ sich auch dadurch feststellen, „daß man durch Verschieben der Lichtquelle eine Bewegungsänderung erzwingt" (Fig. 538). Gut reagierende Individuen

Fig. 537.



Lichtkompaßbewegung von *Arianta arbustorum*, bezogen auf einen schwarzen Pappzylinder in der Mitte. ✳ Projektionspunkt des Oberlichtes auf die Ebene des Experimentiertisches. Nach v. Buddenbrock.

Fig. 538.



Erzwungene Änderung der Bewegungsrichtung durch Verschieben der seitlichen Lichtquelle. Schema. Nach v. Buddenbrock.

konnte v. Buddenbrock so mitunter eine volle Kreisbahn beschreiben lassen.

Bei Nacktschnecken (*Limax* und *Arion*) gelang es v. Buddenbrock nicht, Lichtkompaßreaktionen zu erhalten; doch glaubt er, daß diese nicht fehlen, sondern ihm nur mittels der angewandten Technik der Nachweis nicht gelungen sei.

Das Benehmen der Schnecken in den bisher besprochenen Fällen ändert sich nun durchaus, sobald das Lichtfeld überwiegend einseitige Beleuchtung aufweist. Dann treffen wir

c) Phototropismus

an, der je nach den Umständen und Arten positiv oder negativ sein kann. Die ersten Untersuchungen hierüber hat, soviel ich sehe, Graber (2333) angestellt. Er wandte die sogenannte Zweikammermethode an, d. h. einen Kasten, der zur Hälfte bedeckt war. Auf die Grenze zwischen Licht und Schatten wurden die zu untersuchenden Tiere gebracht, und dann

wurde festgestellt, wo sich die Tiere nach Ablauf einer gewissen Beobachtungszeit angesammelt hatten. Er fand hierbei folgendes:

Planorbis corneus im Weiß 184, im Schwarz 86 Tiere; W : S = 1 : 0,4,
Lymnaea stagnalis „ „ 90, „ „ 26 „ ; W : S = 1 : 0,3,
Cepaea nemoralis „ „ 85, „ „ 35 „ ; W : S = 1 : 0,4.

Alle drei Arten zogen also das Licht (Weiß) vor und waren „leucophil".

In der gleichen Weise untersuchte dann Willem (1051) eine größere Anzahl Arten und fand:

leucophil: *Cepaea nemoralis, Helix pomatia* (nur schwach), *Succinea putris, Lymnaea stagnalis* und *Lymnaea ovata*, letztere allerdings so minimal, daß sie fast als indifferent gelten muß;

leucophob: *Helix aspersa, Arion empiricorum, Limax cinereus, L. cinereoniger, L. variegatus, L. arborum, Agriolimax agrestis, Planorbis corneus, Pl. marginatus, Pl. vortex* und, wenn auch nur schwach, *Physa fontinalis.*

Willem kommt also für *Planorbis corneus* zu einem anderen Ergebnis als Graber. Abgesehen davon, daß der Zweikammermethode mancherlei Mängel anhaften, können, wie wir noch sehen werden, äußere Faktoren eine wesentlich beeinflussende Wirkung ausüben, so daß die verschiedenen Ergebnisse damit eine Erklärung finden können.

Als negativ phototrope Arten werden weiterhin angegeben: *Lymnaea elodes* und *Physa primeana* von Walter (2176), *Physa gyrina* von Kanda und *Oncidiella floridana* von Arey u. Crozier (2813). Bemerkenswert ist aber, daß letztere Art sich nur im Laboratorium so verhält, während sie in der freien Natur auch gegebenenfalls positiv phototrop reagiert, nämlich dann, wenn sie das „Nest" verläßt (s. S. 1209).

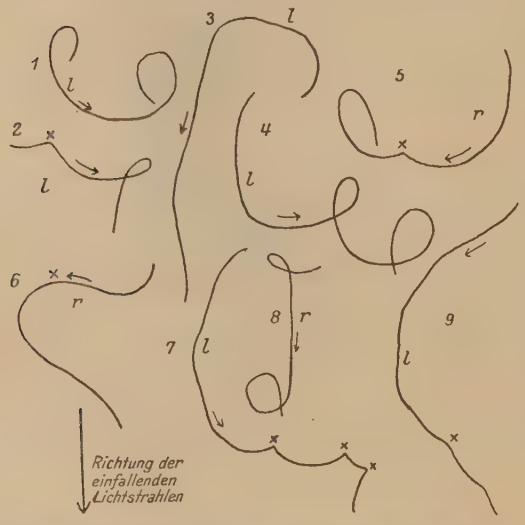
Willem nahm nun an, der Phototropismus beruhe auf dem Hautlichtsinn, da Tiere, denen die Augen amputiert waren, sich gegenüber Hell und Dunkel genau so verhielten wie die normalen Schnecken. Yung (2812) prüfte dann viel später diese Frage bei *Helix pomatia* und kam zu dem Schluß, daß diese Art, in jungen oder alten Individuen, weder das Licht noch die Dunkelheit vorziehe, daß das Licht als Faktor für die Bestimmung der Bewegungsrichtung keine Rolle spiele und daß sich das Tier so verhält, als sei es gegen Licht unempfindlich. Da auch geblendete *Helix* kein anderes Verhalten zeigten, schloß Yung auf Abwesenheit von Haut- und Augenlichtsinn.

Es wurde schon angedeutet, daß das Problem des Phototropismus gar kein so einfaches sei, daß es vielmehr mehrere Faktoren umschließe. Schon Frandsen (502) war bei seinen Untersuchungen an *Limax maximus* bei künstlichem Licht und verschiedenen Lichtintensitäten zu dem Ergebnis gekommen, daß *Limax* bei starkem Licht negativ, bei schwachem Licht aber positiv phototrop ist. Bei einer gewissen mittleren Lichtstärke verhielten sich die Tiere indifferent. Versuche mit Schnecken, deren Ommatophoren

amputiert waren, führten Frandsen dann zu dem Schluß, daß die Lichtwahrnehmung wahrscheinlich hauptsächlich durch das Auge vermittelt würde. Anderseits aber stellte Yung (2812) fest, daß *Helix pomatia* gegen scharfe Veränderungen der Lichtintensität unempfindlich sei. Auch *Oncidiella floridana* reagierte nach Arey u. Crozier nicht auf Änderungen der Lichtstärke.

Betreffen diese Untersuchungen also im wesentlichen nur die Feststellung der Abhängigkeit der Reaktionen von der Reizstärke, so konnte Schmid (2159) den Einfluß eines ganz anderen Faktors nachweisen. Verschiedene Clausilien (*Clausilia dubia*, *C. bidentata* und *C. plicata*) wurden einer einseitigen Beleuchtung ausgesetzt und zwar so, daß ein Teil der Tiere in sehr feuchte, ein anderer Teil, bei sonst gleichen Bedingungen, in sehr trockene Umgebung gebracht wurde. Hierbei ergab sich, daß die genannten Clausilien im trockenen Raume negativ phototrop waren, im feuchten dagegen sich indifferent verhielten. v. Buddenbrock verallgemeinert solche Feststellungen und sagt: „Jedes Tier ist phototropisch nur in bestimmten Lebenslagen, das eine aus Hunger, das andere bei Atemnot, das dritte bei Verfolgung usw., wir können von einem auslösenden Reiz sprechen.“ Er sucht hierzu zunächst den

Fig. 539.



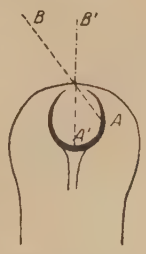
Kriechspuren einseitig operierter *Cepaea nemoralis* bei seitlichem Lichteinfall (Sonnenlicht). *l* linksseitig, *r* rechtsseitig operiert. Nach v. Buddenbrock.

d) Mechanismus der phototropischen Reaktionen

zu analysieren und wählte dazu *Arianta arbustorum*, eine ausgesprochen lichtscheue Art. Die phototrope Reaktion beruht nun nicht nur auf der Tonuswirkung des Auges, sondern außerdem noch auf einem zweiten Faktor, den v. Buddenbrock als „speziellen negativen Phototropismus“ bezeichnet. Zum Beweis wird das eine Auge amputiert. Würde nun die Schnecke zum Licht so orientiert, daß einmal die intakte Seite dem Licht zu-, das andere Mal diesem abgewendet ist, dann würden im ersteren Falle beide Faktoren in negativem Sinne wirken, im zweiten aber die Tonuswirkung dem negativen Phototropismus gerade entgegenwirken. Spurbilder derartig behandelter Schnecken lassen dann auch deutlich „das fesselnde Schauspiel

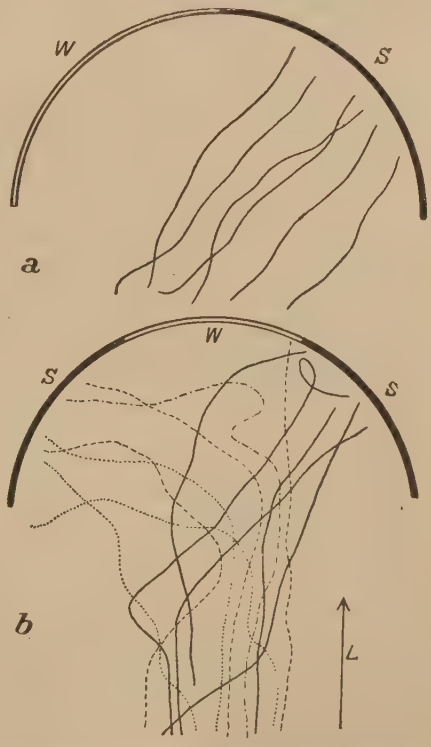
des Kampfes zweier entgegengesetzter, einander oft die Wage haltender Kräfte“ erkennen (Fig. 539). Bei manchen Individuen (Fig. 539, *1*, *4*) überwiegt die Tonuswirkung, bei anderen der negative Phototropismus (Fig. 539, *3*); andere stehen in der Mitte (Fig. 539, *6*, *7*) und zeigen eben oft durch einen Faktor allein nicht zu erklärende Bewegungen (in Fig. 539 mit *x* bezeichnet). Wenn aber bei einäugigen Schnecken eine phototrope Bewegung auftritt, die nicht durch Tonuswirkung erklärt werden kann, so muß sie von dem einen Becherauge allein als einem vollständigen physiologischen Apparat beherrscht werden. Tatsächlich erlaubt ja auch das Becherauge die Feststellung der Richtung des orientierenden Lichtstrahles, welcher das Maßgebende für den Sinn der Bewegung ist (Fig. 540). Nun hat schon Radl die Auffassung vertreten, daß die phototropische Orientierung niederer Tiere dasselbe sei, wie das Fixieren eines Punktes durch unser Auge. v. Buddenbrock nimmt den Gedanken auf und sagt: „Wenn die phototrope Reaktion der Schnecke auf einem einfachen Fixieren beruht, so tut sie hierbei nichts anderes als der Mensch, der ins Dunkle will; sie stellt sich so ein, daß ihr Auge ins Dunkle sieht.“ Der Schnecke kommt es also weniger darauf an, vom Fenster (Licht) wegzukriechen, als vielmehr auf das Dunkle zu. Zum Beweis stellt v. Buddenbrock einer einäugigen Schnecke, die sofort vom Licht wegkriecht, einen weißen und einen schwarzen Pappschirm in einer Entfernung von $^1/_2$—1 m in den Weg. Die Tiere bewegen sich alsbald auf den schwarzen Schirm zu (Fig. 541 a). Das gleiche Ergebnis wurde erzielt, wenn in symmetrischer Anordnung ein weißer Schirm zwischen zwei schwarzen steht (Fig. 541 b). Alle Tiere, gleichgültig, ob ein- oder zweiäugig, waren auf den

Fig. 540.



Schema eines Gastropodenauges. — Nach v. Buddenbrock.

Fig. 541.



Kriechspuren negativ reagierender, einäugiger Schnecken unter dem gleichzeitigen Einfluß den Tieren vorgestellter weißer (*W*) und schwarzer (*S*) Schirme. *L* Richtung des Lichtes. Nach v. Buddenbrock.

linken oder rechten Schirm zugekrochen und nur ein einziges hatte den Weg zum weißen Schirm gefunden. Das Resultantengesetz kann also für die Pulmonaten keine Gültigkeit haben.

Nach diesen den Mechanismus der phototropischen Reaktionen betreffenden Versuchen wendet sich v. Buddenbrock dann den äußeren Bedingungen des Phototropismus zu. Setzte er eine Schnecke in die Mitte eines Rubinglasbehälters, dessen eines Ende durch einen Pappdeckel verschlossen war, während in das andere das vom Fenster kommende diffuse Tageslicht hineinschien, so kroch das Tier stets auf den hellen Ausgang zu. Bei Dunkelheit tritt also positiver Phototropismus auf. Es ist nicht im Sinne Frandsen's die geringe Lichtstärke als auslösender Reiz anzusehen. Maßgebend ist „nicht die Helligkeit des Lichtes, sondern die Dunkelheit, welche das Tier fast allseitig umgibt". Die Schnecke wird aber sofort negativ phototropisch, wenn „das sie umgebende Lichtfeld von einem kräftigen Seitenlicht beherrscht wird".

Zusammenfassend unterscheidet v. Buddenbrock als maßgebend für den Sinn der Bewegung folgende drei Fälle des Kontrastes innerhalb des Lichtfeldes:

„a) Der Kontrast ist gering, das Lichtfeld ringsum von einigermaßen gleicher Helligkeit: Lichtkompaßreaktion.

b) Der Kontrast ist groß, große Helligkeit auf der einen, geringe auf der anderen Seite des Lichtfeldes: negativer Phototropismus.

c) Der Kontrast ist noch größer, indem die dunklere Hälfte des Lichtfeldes unterhalb der Sichtbarkeitsgrenze für die Schnecke liegt, also als völlige Dunkelheit wirkt: positiver Phototropismus."

v. Buddenbrock will, wie er ausdrücklich betont, damit keine endgültige Lösung gegeben haben. Zweifellos kommen noch andere Faktoren hinzu, die die Lichtstimmung der Schnecke mitbestimmen. So konnte ja Schmid den Einfluß der Luftfeuchtigkeit zeigen (s. S. 1200).

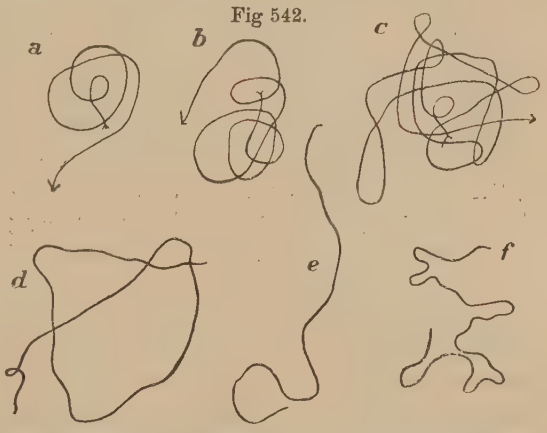
e) Das Verhalten der Schnecken im Dunkeln.

Frandsen (502) fand bei *Limax maximus*, daß das Tier im Dunkeln hauptsächlich Spiralen und Schleifen beschreibt, z. T. linksherum, z. T. rechtsherum (Fig. 542, *a – c*). Bei *Cepaea nemoralis* nun konnte v. Buddenbrock eine solche Desorientierung nur bei einem gewissen Prozentsatz beobachten (Fig. 542, *d, f*); andere Tiere hatten sich fast gerade wie im Hellen bewegt, höchstens mit gewissen Anzeichen von Unsicherheit (Fig. 542, *e*). Diese auffallenden Schleifen und Kurven sind als Suchbewegungen aufzufassen, denn geblendete Schnecken kriechen nach ganz kurzer Gewöhnung geradeaus. Die aus den Spurbildern erschlossene Suchbewegung konnte v. Buddenbrock auch direkt feststellen. Brachte er die Tiere unter einen Sturz aus rotem Rubinglas, so beobachtete er bei verschiedenen Arten (*Helix*, *Succinea*, *Clausilia*, *Limax*, *Arion*) eine Erscheinung, die er als Aufbäumebewegung bezeichnet. „Zunächst richtet

das Tier seine Fühler, die vordem schräg nach vorn gerichtet waren, steil auf, bis sie senkrecht stehen oder nach hinten zeigen. Dann hebt es langsam seinen vor der Schale befindlichen Vorderleib von der Unterlage ab, richtet ihn ganz hoch empor und sucht nun durch Hin- und Herbewegen des Kopfes den ganzen Raum ab. Die Schnecke sucht das Licht.“ Daß diese Aufbäumebewegung auf den Augen und nicht auf dem Hautlichtsinn beruht, geht ohne weiteres aus dem Benehmen des geblendeten Tieres im Hellen hervor. „Dieses zeigt die Reaktion in einem Maße, das zwar bei den einzelnen Individuen sehr verschieden, mitunter aber recht bedeutend ist. Solche Schnecken richten sich fortwährend in die Höhe, suchen herum und wiederholen das Spiel immer wieder von neuem, wenn sie ein paar cm gekrochen sind.“

Franz (2312) konnte bei *Cepaea hortensis*, *C. nemoralis* und *Xerophila variabilis* die Aufbäumebewegung ebenfalls feststellen und v. Buddenbrock's Annahme in allen Punkten bestätigen.

Fig 542.



Kriechspuren im Dunklen. *a—c* von *Limax maximus* (nach Frandsen); *d—f* von *Cepaea nemoralis* (nach v. Buddenbrock).

4. Formensehen.

Fast alle Untersuchungen, die auf eine Feststellung des (Bild-)Sehvermögens abzielen, befassen sich mit der Ermittelung der sogenannten Ausweichreaktion, d. h. der Fähigkeit des Tieres, gesehenen Hindernissen aus dem Wege zu gehen.

Daß die Augen der Pulmonaten für ein deutliches Formenunterscheidungsvermögen, d. h. für ein gutes Bildsehen nicht sehr geeignet sind, läßt sich vermuten, wenn man sich das Auge als physikalischen Apparat vergegenwärtigt. Immerhin ist eine linsenartige Bildung vorhanden und damit zum mindesten die Möglichkeit eines Bildsehens gegeben.

Bei älteren Autoren wie Adanson (2822*), Deshayes**) und Dupuy (2823***) findet sich nur die allgemeine Angabe, daß das Gesicht der Schnecken sehr schlecht sei. Nach Leuchs (67) aber können Heliciden

*) Adanson, M., Histoire naturelle de Sénégal. — Paris 1757 (Lit.-Verz. 2822) (fide Willem, 1051).

**) Deshayes, G. P., Dictionnaire classique d'histoire naturelle, VIII, 1825 (fide Willem, 1051).

***) Dupuy, D., Essai sur les Mollusques du département du Gers. Paris 1843 (Lit.-Verz. 2823), (fide Willem, 1051).

kleine, schwarze Stäbchen auf etwa 4—9 mm Entfernung sehen. Das gleiche geben Steifensand (2824*) und Müller**) an, und Steifensand fügt noch hinzu, daß die Tiere fast stets gegen ein Glas- oder Spiegelstück stießen. Lespès (871) wiederholte Leuch's Versuche und stellte fest, daß die Heliciden in schwachem Licht ein großes Objekt auf etwa 6 cm Entfernung sehen, bei starkem Licht dagegen erst auf eine Entfernung von 4—5 mm. Lymnaeen aber sollten noch schlechter sehen. Und endlich kommt auch Stahl (681) zu der Annahme, *Limax cinereoniger* verfüge nur über sehr geringes Sehvermögen; denn das Tier mache in etwa 1 cm Entfernung vor dem Pilz, dem es, durch den Geruch geleitet, zukroch, kehrt, wenn ihm ein anderer, viel weiter entfernterer Pilz dadurch merkbar gemacht wurde, daß man über den Pilz hinweg in Richtung auf die Schnecke zu blies. Eingehender behandelt erst Willem diese Frage (1051). Stellte er einer ruhig dahinkriechenden *Helix pomatia* (auch *Helix aspersa*, *Cepaea nemoralis*, *C. hortensis*, *Eulota fruticum*, *Chilotrema incarnata*) ein größeres Hindernis (weißer Karton in Visitenkartengröße, dicker Quarzblock [7 × 8 cm] oder ein Stück Sandstein [10 × 5 cm]) in den Weg, so kam das Tier bis auf 1—2 mm heran und begann dann erst seitlich auszubiegen und am Hindernis entlang zu kriechen und zwar derart, daß der rechte (bzw. linke) Ommatophor die Entfernung von 1—2 mm beibehielt. Bot er einer *Helix*, die auf einer Steinplatte kriechend an derem Ende angekommen war und nach einem neuen Stützpunkt suchte, einen großen, grauen Quarzblock von 60 cm^2 Oberfläche dar, so zeigte sich bei einer Entfernung von etwa 1 cm ein allerdings sehr undeutliches Erkennen des Objektes; die Schnecke richtete dann ihre weitausgestreckten Tentakel nach diesem Gegenstand hin. Berührte er weiter den Tentakel mit einer feinen Insektennadel, so wandte sich der Körper der Schnecke stets weg; niemals aber wurde die Nadel vorher bemerkt, wenn sie nur langsam genug genähert worden war. Die gleichen Versuche an Nacktschnecken (*Arion empiricorum*, *A. subfuscus*, *Limax cinereoniger*, *L. cinereus*, *L. arborum* und *Agriolimax agrestis*) angestellt, ergaben dieselben Resultate. *Succinea putris* und *S. pfeifferi* bemerkten Hindernisse erst auf $^1/_2$ mm Entfernung, und *Hyalinia glabra* stieß fast stets mit den Fühlern an die entgegengestellten Objekte. Willem kam daraufhin zu dem Schluß, daß die Landpulmonaten sehr schlecht sehen, daß sie sehr große Objekte undeutlich in etwa 1 cm Entfernung bemerken, mittlere und kleine Gegenstände aber erst auf 1—2 mm Entfernung. Ähnliche Versuche an Basommatophoren (*Lymnaea stagnalis*, *L. palustris*, *Amphipeplea glutinosa*, *Planorbis corneus* und *Physa fontinalis*) ergaben, daß diese Tiere Gegenstände überhaupt nicht sehen können.

*) Steifensand, K. A., De evolutione visus organi in inferiorum animalium classis. — Dissert. Bonn, 1825 (Lit.-Verz. 2824).

**) Müller, J., Manuel de physiologie, II, Paris, 1845 (fide Willem, 1051).

Zu keinem besseren Ergebnis kam Willem bei der Feststellung, ob Bewegungen gesehen würden. Bei allen genannten Formen wurden solche nur auf etwa 1 cm Entfernung wahrgenommen.

Daß die Ausweichreaktion aber auf einem, wenn auch sehr schlechten Gesichtssinn beruht, zeigt Willem dadurch, daß er den Schnecken die Augententakel amputierte. Dann wurde fast niemals einem Hindernis ausgewichen; die Tiere stießen an und begannen den Gegenstand zu erklimmen.

Diesen Schlußfolgerungen Willem's kann nun aber Yung (2812) nicht ganz zustimmen. Jahrelange Beobachtung der Schnecken hatte ihn nie ein Beispiel finden lassen, das dafür sprach, daß *Helix pomatia* Gegenstände der Umgebung erkennt. Auch bei ähnlichen Versuchen, wie sie Willem angestellt hatte, stieß die Schnecke sehr häufig an Dinge, die ihr in den Weg gestellt oder die ihr vorgehalten wurden. Waren aber die Objekte mit einem Duftstoff benetzt, so erfolgte stets eine deutliche Ausweichreaktion. *Helix pomatia* ist also, so schloß Yung, vollkommen blind. Wenn sie gleichwohl manchen Gegenständen auf Entfernungen von ganz wenigen mm ausweicht, so habe sie dieselben mittels ihres Geruchssinnes wahrgenommen.

Zweifellos hat Yung mit seinen Beobachtungen vor allem im Freien Recht, und auch Franz (2312) schreibt: „als Regel und als hundertmal wiederkehrendes Geschehen bemerkte ich, daß die Schnecke mit starr vorgestreckten Fühlern geradeaus kriecht, mit der Fühlerkuppe, als ob das Auge blind wäre, an das Hindernis anstößt und dann sofort die Fühlerkuppe und mit ihr die Augen mehr oder weniger tief einzieht, als verfehlten die Augen ihre Aufgabe vollkommen". Und doch kommt er dann auf Grund seiner Versuche zu dem Ergebnis, daß das Schneckenauge eine Funktion hat. Er beobachtete nämlich, daß *Helix pomatia* den Fühler beim Anstoßen an sichtbaren Körpern weniger retrahierte als beim Anstoßen an unsichtbarem Glas.

a) Fühlerretraktion an sichtbarem Körper: 0, 0, $^1/_{10}$, 0, 0, $^1/_{20}$, $^1/_{20}$, $^1/_{20}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^4/_5$, 0, $^1/_{10}$; also 13 Einzelversuche, Fühlerretraktion im Mittel: $^{2,1}/_{20}$ = rund $^1/_{10}$;

b) Fühlerretraktion an Glas: $^1/_5$, $^1/_2$, $^1/_2$, $^4/_5$, $^1/_4$, $^3/_4$, 1, $^1/_3$, $^1/_2$, 1, $^1/_2$, 1, $^1/_2$, $^1/_3$, $^1/_2$; also 15 Einzelversuche, Fühlerretraktion im Mittel: $^{34,1}/_{20}$ = rund $^1/_2$.

Einige Resultate, auch von Versuchen mit anderen Arten, zeigt die Tabelle auf Seite 1206.

Man erkennt, daß nicht alle Tiere und Arten gleich gut die Verschiedenheit zeigen, aber sie wird doch ohne Zweifel überall deutlich. Es

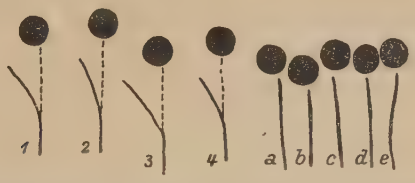
Tier	Fühlerretraktion			
	an Sichtbarem		an Glas	
	Zahl der Einzelversuche	Mittel	Zahl der Einzelversuche	Mittel
Helix pomatia 1	13	1/10	15	1/2
„ „ 2	15	1/7	14	1/4
„ „ 3	14	1/4	14	1/2
„ „ 4	15	1/10	42	1
„ „ 5	3	1/12	12	1
Arion empiricorum	12	1/3	12	1
Cepaea nemoralis 1	21	1/4	16	1/3
„ „ 2	9	1/3	20	1/2
„ „ 3	15	1/10	15	1/3
„ „ 4	7	1/7	8	1
Eulota fruticum 1	13	1/3	2	1/2
„ „ 2	13	1/6	4	1/2
Xerophila ericetorum . . .	15	1/3	16	1/2

blieb nun aber noch die Frage, ob der Lichtsinn, der durch obige Versuche sichergestellt war, auf dem Auge beruht oder auf einem Hautlichtsinn der Fühlerkuppe. Amputationen führten zu keinem sicheren Ergebnis. Eine Schnecke aber, die „aus unbekannter Ursache von selber stets den rechten Augenträger halb eingestülpt trug", zeigte an diesem Fühler folgende Reaktion: an Holz im Mittel 1/3, an Glas rund 1/10, d. h. der Ommatophor verhielt sich gerade umgekehrt, als wenn das Auge auf ihm tätig gewesen wäre. Das „scheint also zu besagen, daß ein Lichtsinn der Haut die ... Erscheinungen nicht hervorrufen kann". Weiter wurde aber an die Glasscheibe ein dunkler Papierstreifen so angeklebt, daß nur die Fühlerkuppe über ihn hinausragte. Dann retrahierte *Cepaea nemoralis* mit rund 1, „also so wie an unsichtbarem Glas, obwohl das dunkle Papier einen etwaigen Schattenreiz, wenn auch nicht gerade auf die Fühlerkuppe, so doch auf den ganzen übrigen Fühler hätte ausüben müssen".

Und endlich experimentierte Franz noch mit der augenlosen *Caecilioides acicula*. Diese verhielt sich gegen sichtbare und unsichtbare Hindernisse unterschiedslos, doch nicht so wie die sehenden Schnecken gegen Unsichtbares, sondern wie diese gegen Sichtbares. Hieraus schließt Franz, „daß bei sehenden Schnecken der Unterschied im Verhalten gegen Sichtbares und gegen Glas auf dem Sehorgan beruht ... Von festen Körpern ausgehende Lichteindrücke, die das Schneckenauge beim Anstoßen oder unmittelbar vorher treffen, hemmen die Retraktion des Augenträgers."

Auf ganz anderem Wege als Franz wies dann v. Buddenbrock (2236, 2237) nach, daß die Schnecken „in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle“ in der Weise auf einen in einer Entfernung von etwa

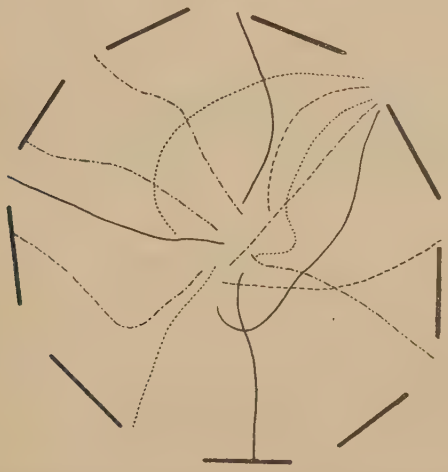
Fig. 543.



Ablenkung (*1—4*) verschiedener *Cepaea hortensis* von ihrer Bahn durch Vorsetzen eines Hindernisses, und Ausbleiben derselben (*a—e*) bei geblendeten Tieren. Nach v. Buddenbrock.

15 cm in ihren Weg gestellten Gegenstand von mehreren cm Kantenlänge reagierten, daß sie ihm seitlich auswichen. Um alle Nebenwirkungen auszuschließen, wurde die Schnecke unter eine Glasglocke gesetzt und während sie auf die Wand derselben zukroch, das Hindernis außerhalb aufgebaut. In allen Fällen wurden die Tiere sicher und zum Teil recht ansehnlich von ihrer ursprünglichen Bahn abgelenkt (Fig. 543 *1—4*). Ein

Fig. 544.



Bewegungen verschiedener Schnecken in einer von schwarzen Schirmen umstellten Arena. — Nach v. Buddenbrock.

solches Ausweichen unterblieb aber, wenn die Fühlerspitzen amputiert waren (Fig. 543 *a—e*). Daß nicht etwa eine Art Bewegungssehen vorlag, indem das Tier auf das plötzliche Hinstellen des Schirmes, auf die Veränderung seines Gesichtsfeldes reagierte, konnte v. Buddenbrock dadurch

zeigen, daß er die Tiere in eine allseitig von Hindernissen umgebene Arena setzte und sich also die Schnecken, bevor sie eine bestimmte Richtung einschlugen, den Hindernissen gegenüber sahen (Fig. 544). Auch dann „weicht die Schnecke .... den aufgestellten Schirmen aus und versteht die Zwischenräume auch dann zu finden, wenn sie beträchtlich schmaler sind als die Schirme selbst".

Weicht die Schnecke dem Gegenstand, den sie als Hindernis sieht, nicht aus, so sucht sie es zu übersteigen. Aber auch dann ist zu erkennen, daß die Reaktion des Emporsteigens nicht von der Berührung der senkrechten Fläche ausgelöst wird, sondern von gewissen optischen Reizen. „Die Schnecke kriecht nämlich nicht bis zum Fußpunkt des Schirmes, sondern kürzt den Weg häufig in sehr bemerkenswerter Weise ab. Oft einen reichlichen cm „vorher" richtet sie den Vorderleib hoch und kriecht nun in dieser Haltung mit weit vorgestrecktem „Halse" weiter, bis die Berührung in einem ziemlich hochgelegenen Punkte stattfindet, von dem aus sie senkrecht in die Höhe kriecht" (Fig. 545).

Fig. 545.

Schnecke, im Begriff an einem Hindernis emporzusteigen.
Nach v. Buddenbrock.

Es kann somit als erwiesen gelten, daß die Pulmonaten mit Hilfe ihres Auges in gewissem Sinne Formen erkennen können, daß sie jedenfalls nicht, wie Yung sagte, blind sind.

5. Hautlichtsinn.

Daß neben dem Auge auch der Haut die Fähigkeit einer Lichtperzeption zukommt, hatte schon Nagel durch die Beschattungsreaktion geblendeter Schnecken bewiesen (s. S. 1194). Welche Körperstellen aber vornehmlich als Sitz dieses optischen Sinnes in Betracht kommen, ist für unsere Landpulmonaten wohl noch nicht festgestellt worden. Nur für *Oncidiella floridana* machen Arey u. Crozier (2813) Angaben. Sie „tasteten" mit einem sehr kleinen Lichtstrahl das Tier ab. Fuß und Kopfregion waren nicht, die Tentakel nur wenig reizbar. Empfindlich war nur das Notum, speziell dessen Vorderrand. Dies konnte auch dadurch gezeigt werden, daß die eine Hälfte der Rückenfläche mit einem Gemisch von Lampenschwarz und Vaseline bestrichen wurde. Diese so behandelte Hälfte zeigte bei Belichtung keine Reaktionen.

6. Farbensehen.

Wenn Graber (2333) feststellte, daß *Lymnaea stagnalis* und *Planorbis corneus*, wahrscheinlich auch *Cepaea nemoralis*, „blauhold" waren, d. h. sich bei dem Zweikammersystem im Blau und nicht im Rot sammelten, so ist dafür ganz zweifellos nicht die Farbe, sondern die Lichtintensität maßgebend. Rot wird ja, wie auch aus v. Buddenbrock's Versuchen mit Rubinglas hervorgeht, als Dunkelheit empfunden, die leucophilen Schnecken mußten es also meiden. Eingehendere Versuche sind indessen noch nicht angestellt worden.

V. Gedächtnis.

Wir sahen schon oben, daß die Nagelsche Beschattungsreaktion (s. S. 1194) nicht beliebig oft wiederholt werden kann; sie klingt ab, und man darf vielleicht annehmen, daß das Tier „sich merkt", daß die Beschattung in diesem Falle keine Gefahr bedeutet. Eingehender beschäftigt sich Piéron (2449, 2825*) mit dieser Frage bei *Lymnaea stagnalis*. Er stellte zunächst fest, nach wieviel Reizungen (je 15 Verdunkelungen in Intervallen von je 10 Sekunden) die Reaktion ausblieb, d. h. die Adaptation erfolgt war. Unter 22 Versuchsreihen wurde diese Anpassung erreicht:

16 mal nach 11 Reizungen
4 „ „ 10 „
1 „ „ 9 „
1 „ „ 7 „

Weiter suchte Piéron aber festzustellen, wie lange die Adaptation anhielt bzw. wie groß die Ersparnis (Ökonomie) war, um nach gewissen, verschiedenen Zeiten zwischen je 2 Versuchsserien die Adaptation wieder zu erreichen. Er fand:

Intervall zwischen den Serien	„Ökonomie" %	Intervall zwischen den Serien	„Ökonomie" %
20 Sek.	90,90	10 Min.	42,74
30 „	81,81	20 „	36,36
40 „	72,72	40 „	27,27
1 Min.	71,38	1 Stund.	18,18
2 „	59,85	2 „	10
5 „	49,96		

Nach 24 Stunden schien jede Erinnerungsspur ausgelöscht zu sein.

*) Piéron, H., La loi de l'oubli chez la Limnée. — Arch. Psych. Genève, IX, 1909 Lit.-Verz 2825).

Länger bekannt, aber für Pulmonaten nur wenig untersucht, ist das

a) Ortsgedächtnis oder die Heimkehrfähigkeit.

Schon Darwin*) berichtet von einer *Helix pomatia*, die längere Zeit hindurch aus einem Garten über die Mauer in einen Nachbargarten kroch, der reichlicher mit der Schnecke zusagenden Futterpflanzen bestellt war, und daß das Tier abends stets zurückkehrte. Ebenso gibt Cooke (1925) eine Mitteilung wieder, nach der 7 *Helix aspersa* jeden Morgen an einem bestimmten Platz zu finden waren, während abends um 10 Uhr alle regelmäßig fehlten. Das gleiche berichtet Furtado (503) von *Helix aspersa*.

Zu diesen mehr anektodenhaften Mitteilungen kommt dann die etwas genauere Angabe von Willcox (645) über die Heimkehrfähigkeit von *Siphonaria alternata*. Bei Ebbe sitzen die Tiere ruhig auf den Steinen. Sobald nun die Flut diese Ruhestelle erreicht, kriechen die Tiere auf Nahrungssuche aus, um aber an die alte Stelle, die durch eine grüne Spur (vom Fuß zurückgelassen) kenntlich ist, zurückzukehren, ehe sie das Wasser wieder verläßt. Brachte Willcox die *Siphonaria* an eine andere Stelle, so fand sich das Tier zu seinem alten Platz zurück, falls die Entfernung nicht größere war als 15 cm. Andernfalls irrte die Schnecke 2 oder 3 Tage umher, ehe sie sich von neuem festsetzte, und verschmähte dann, auf ihren ursprünglichen Platz zurückgebracht, diesen, d. h. sie erkannte ihn nicht wieder.

Eingehender aber studierten erst Arey u. Crozier (2062, 2813) diese merkwürdige Fähigkeit bei *Oncidiella floridana*. Diese Art lebt in kleineren Gruppen von 12 oder mehr Individuen zusammen, die während der Flut in kleinen, etwa 6 cm im Durchmesser haltenden Löchern erodierter Felsblöcke bleiben. Der Zugang zu diesem „Nest" ist sehr klein und meist durch anhaftende Muscheln fast unsichtbar. Wenn nun in den Tagesstunden, und zwar nur dann, die Tide so weit gefallen ist, daß das Nest über dem Wasserspiegel liegt (etwa 2 Stunden vor Niedrigwasser), so kriechen die Oncidiellen aus ihrer Höhle und über die algenbedeckten Felsen, an denen sie fressen. Spätestens 1 Stunde, bevor das Nest von der steigenden Flut wieder erreicht wird, wenden sich alle Tiere ihrem Schlupfwinkel zu. Jede *Oncidiella* kehrt in ihr eignes Nest zurück, selbst wenn zahlreiche Höhlen in der Nachbarschaft liegen und obwohl sie sich bei ihrer Wanderung oft zwischen Bewohner anderer Nester mischt. Alle Tiere der gleichen Gemeinschaft beginnen mit der Rückkehr zur Felshöhle fast gleichzeitig, obwohl sie bisweilen über einen Raum von 1 m Durchmesser verstreut sind oder auch an einer dem Nest gegenüberliegenden Seite sich aufhalten. Hier liegen zwei Probleme vor:

1. Warum kehrt *Oncidiella* zum eignen Nest zurück, und warum beginnen alle Tiere einer Gemeinschaft gleichzeitig mit der Rückwanderung?

*) Darwin, Ch., Descent of man, I, (edit. 1), p. 325.

2. Welcher Art ist die richtungsbestimmende Kontrolle bei der täglichen Rückkehr?

Arey u. Crozier behandeln zunächst nur die zweite Frage. Die Tiere krochen ziemlich direkt auf das Nest zu, auch wenn sie beim Auskriechen einen ganz unregelmäßigen Weg genommen hatten. Daraus geht hervor, daß die Schnecke nicht etwa ihrer eigenen Schleimspur folgt. Auch fremde Schleimspuren, die das Tier auf seinem Weg oft kreuzt, bleiben ohne Einfluß. Wurde ein zurückkehrendes Tier aufgegriffen und an einer anderen Stelle, die je nach den Umständen $^1/_2$ —1 m entfernt sein konnte, niedergesetzt, so kroch es fast stets ohne Zögern auf das Nest zu. Die Möglichkeit, daß das Tier den Eingang sieht, ist absolut auszuschließen. Das zeigt auch ein Versuch, bei dem eine „heimkehrende" *Oncidiella* plötzlich auf die dem Nest gegenüberliegende Seite des Felsens gesetzt wurde; wieder begann sogleich eine direkte Rückwanderung. Einfluß des Windes oder phototrope Orientierung oder eine Kombination beider ist ebenfalls abzulehnen, da die Rückkehr erfolgt, gleichviel wie Wind und Sonne stehen. Ebenso ist Feuchtigkeit oder Trockenheit des Substrates ohne Bedeutung, denn die Tiere wandern heim, mag es ein trockner und heißer Nachmittag sein, oder mag es regnen.

Wurden nun einem Tier die Orallappen abgeschnitten, so war es „verloren", d. h. es war nicht mehr fähig, den Weg zum Nest zurück zu finden. Entfernung der Dorsaltentakel dagegen blieb ohne Einfluß. Damit war ein wesentlicher Punkt geklärt. Die Orallappen nun sind dauernd in Berührung mit dem Algenrasen. Arey u. Crozier möchten daher annehmen, daß für die Heimkehr ein „Kontakt-Geruch" als Impuls in Frage kommt; sie wählten den Ausdruck, weil vielleicht beide Reize, Berührung und Geruch, in einer gewissen Weise gleichzeitig wirken müssen. Zwei Gründe werden für diese Annahme angeführt.

Oncidiella ist bei ihrer Wanderung zu und von dem Futter nicht von dem Phototropismus abhängig, d. h. sie reagiert nicht wie im Laboratorium stets negativ phototrop. Sobald aber das Tier in sonst gleicher Umgebung nicht auf den Felsen kriechen kann, sondern ihr eine Glasplatte untergeschoben wurde, verfiel sie sofort der Wirkung des Phototropismus. Die Qualität des Untergrundes muß also beeinflussend wirken.

Wurde eine *Oncidiella* auf einem großen Felsen weiter als 40—50 cm vom Futterplatz bzw. Nest entfernt, so vermochte sie sich nicht heimzufinden. Auf einem kleineren, isoliert stehendem Felsblock dagegen konnte auch bei 1 m Entfernung der Heimweg gefunden werden. Es scheint also, daß *Oncidiella* nur von solchen Stellen aus das Nest wiederfinden kann, die sie vorher einmal besucht hat, d. h. es muß also eine areale Ausstreuung einer Substanz angenommen werden, die als „Führer" dient. Diese „Riechkomponente" muß als die wichtigste gelten.

Es bleiben trotz vieler Versuche, die Arey u. Crozier angestellt haben, doch noch recht viel Unklarheiten, und weitere Untersuchungen sind abzuwarten, um näheren Einblick zu gewinnen.

Ein mehr allgemeines Ortsgedächtnis stellte Finkler (2091) bei *Helix pomatia* fest, die beim Auspolstern ihrer Winterhöhle beobachtet wurde. Die Schnecke kehrte mehrmals und zwar stets auf direktem Wege zu einer Stelle zurück, an der geeignete Blätter lagen, um jedesmal ein Blatt zur Höhle zu schleppen.

Literatur (Nachträge).

Die bei der Bearbeitung des Kapitels „Physiologie“ angeführten Literaturverweise, sollen hier wieder zusammengestellt werden; die genauen Titel sind auf den jeweils angeführten Seiten der Bearbeitung nachzuschlagen.

Literatur-Verzeichnis-Nr. 2698. **Bezold, A.**, Verteilung von Wasser und festen Stoffen im Tierreich; s. S. 965.

„ „ „ 2699. **Voit, E.**, Wassergehalt bei Schnecken; s. S. 965.

„ „ „ 2700. **Balland, M.**, Sur la composition des mollusques; s. S. 965.

„ „ „ 2701. **Slowtzoff, B.**, Hungerstoffwechsel der Weinbergsschnecke; s. S. 965.

„ „ „ 2702. **Braconnot, H.**, Analyse des Limaces; s. S. 966.

„ „ „ 2703. **Dubois, R.**, Le cuivre normal dans la série animale; s. S. 967.

„ „ „ 2704. **Cattaneo, G.**, Morfologia delle cellule ameboidi dei molluschi; s. S. 968.

„ „ „ 2705. **Erman**, Über das Blut der Mollusken; s. S. 969.

„ „ „ 2706. **Dhéré, Ch.**, Sur les propriétés de l'oxyhémocyanine d'Escargot; s. S. 969.

„ „ „ 2707. **Dhéré, Ch.**, Sur les propriétés de l'oxyhémocyanine cristallisée; s. S. 969.

„ „ „ 2708. **Dhéré, Ch.**, Action de la chaleur et de l'alcool sur l'hémocyanine; s. S. 970.

„ „ „ 2709. **Dhéré, Ch.**, Combination de l'hémocyanine d'Escargot avec le oxyd d'azote; s. S. 971.

„ „ „ 2710. **Ray Lankester, E.**, Spectroscopic examination of certain animal substances; s. S. 971.

„ „ „ 2711. **Sorby, H. C.**, Evolution of haemoglobin; s. S. 971.

„ „ „ 2712. **Griffiths, A. B.**, On the blood of the Invertebrata; s. S. 973.

Literatur-Verzeichnis-Nr. 2713. **Sherrington u. Mouckten Copeman,** Specific gravity of the blood; s. S. 974.

„ „ „ 2714. **Philippson, M., G. Hannevart, u. J. Thieren,** Adaptation d'*Anodonta cygnaea* à l'eau de mer; s. S. 974.

„ „ „ 2715. **Foster, M.,** Hemmungswirkung; s. S. 975.

„ „ „ 2716. **Carlson, A. J.,** The heart rhythm; s. S. 975.

„ „ „ 2717. **Cardot, H.,** Réactions du coeur des mollusques à l'excitation électrique; s. S. 981.

„ „ „ 2718. **Carlson, A. J.,** Exitability of the heart during the phases of the heart-beat; s. S. 982.

„ „ „ 2719. **Carlson, A. J.,** Relation between the intensity of the stimulus and the magnitude of the contraction; s. S. 982.

„ „ „ 2720. **Carlson, A. J.,** Inhibitory effects of the single induced shok; s. S. 982.

„ „ „ 2720[a]. **Walker, B.,** Habits of *Lymnaea mighelsi*; s. S. 987.

„ „ „ 2721. **Ziegeler, M.,** Das Leben der Süßwasserschnecken; s. S. 989.

„ „ „ 2721[a]. **Dahr, E.,** Atembewegungen der Landpulmonaten; s. S. 994.

„ „ „ 2722. **Treviranus, G. R.,** Atemholen niederer Tiere; s. S. 996.

„ „ „ 2723. **Potonié, H. W.,** Umkehrpunkt in der Atmungsintensität; s. S. 998.

„ „ „ 2724. **Duclaux,** Traité de microbiologie; s. S. 999.

„ „ „ 2725. **Buddenbrock, W. v.,** Grundrisse der vergleichenden Physiologie; s. S. 1000.

„ „ „ 2726. **Bellion, M.,** Hibernation de l'Escargot; s. S. 1001.

„ „ „ 2727. **Dubois, R.,** Sommeil hivernal chez les invertébrés; s. S. 1002.

„ „ „ 2728. **Dall, W. H.,** Instructions for collecting Mollusks s. S. 1004.

„ „ „ 2728[a]. **Amaudrut, A.,** Partie antérieure du tube digestif; s. S. 1011.

„ „ „ 2729. **Pacaut, M. u. P. Vigier,** Glandes salivaires de l'Escargot; s. S. 1016.

Literatur-Verzeichnis-Nr. 2730. **Jordan, H.,** Vergleichende Physiologie der wirbellosen Tiere I; s. S. 1017.

„ „ „ 2731. **Bonardi, E.,** Azione dei succhi digestivi di Gasteropodi; s. S. 1017.

„ „ „ 2732. **Somogyi,** Ernährungstraktus der Weinbergsschnecke; s. S. 1017.

„ „ „ 2733. **Zieger, R.,** Katalase der niederen Tiere; s. S. 1017.

„ „ „ 2734. **Bernard, Cl.,** Function du foie; s. S. 1022.

„ „ „ 2735. **Bierry, H.,** Stachyose und Manninotriose spaltende Fermente; s. S. 1024.

„ „ „ 2736. **Bierry, H.,** Verdauung von Inulin; s. S. 1024.

„ „ „ 2737. **Jordan, H.,** Eiweißverdauung bei niederen Tieren; s. S. 1025.

„ „ „ 2738. **Simroth, H.,** Verdauungskanal der Weichtiere; s. S. 1026.

„ „ „ 2739. **Jordan, H.,** Phagocytose und Resorption bei *Helix*; s. S. 1032.

„ „ „ 2740. **Frenzel, J.,** Mitteldarmdrüse; s. S. 1036.

„ „ „ 2740[a]. **Deflandre, C.,** Fonction adipogénique du foie; s. S. 1038.

„ „ „ 2741. **Gredler, V.,** Curiosum; s. S. 1042.

„ „ „ 2742. **Luchsinger,** Physiologie und Pathologie des Glykogens; s. S. 1050.

„ „ „ 2743. **Dastre, A. u. N. Floresco,** Pigments du foie; s. S. 1054.

„ „ „ 2744. **Heckel, H.,** Localisation minérale dans les tissus; s. S. 1054.

„ „ „ 2745. **Simroth, H.,** Bewegung von *Cyclostoma*; s. S. 1057.

„ „ „ 2746. **Ewald, A. u. C. F. W. Krukenberg,** Guaninablagerung; s. S. 1058.

„ „ „ 2747. **Mylius, C.,** Harnsäure bei Helix: s. S. 1059.

„ „ „ 2748. **Davy,** Urinary secretion; s. S. 1059.

„ „ „ 2749. **Mac Munn,** Uricacid crystals; s. S. 1059.

„ „ „ 2749[a]. **Delaunay, H.,** Excretion azotée; s. S. 1060.

„ „ „ 2749[b]. **Przylecki, St. L.,** Uréase chez les invertébrés; s. S. 1060.

„ „ „ 2750. **Emeljanenko, P.,** Ausscheidung von Farbstoffen; s. S. 1061.

Literatur-Verzeichnis-Nr. 2751. **Dubalen, D.,** Mollusques dans sources chaudes de Dax; s. S. 1068.

„ „ „ 2752. **Jordan, H.,** Muskeleigenschaften; s. S. 1069.

„ „ „ 2753. **Jordan, H.,** Physiologie der Muskulatur; s. S. 1070.

„ „ „ 2754. **Jordan, H.,** Tonus glatter Muskeln; s. S. 1070.

„ „ „ 2755. **Jordan, H.,** Nerven-Muskelsystem; s. S. 1070.

„ „ „ 2756. **Jordan, H. u. J. D. F. Hardenberg,** Tonus bei Muskeln hohlorganartiger Tiere; s. S. 1070.

„ „ „ 2757. **Jordan, H.,** Locomotion in Gastropods; s. S. 1074.

„ „ „ 2758. **Robert, A.,** Progression des Gastéropodes; s. S. 1074.

„ „ „ 2758[a]. **Olmsted, J. M. D.,** Locomotion of Mollusks; s. S. 1077.

„ „ „ 2758[b]. **Arey, L. B. u. W. J. Crozier,** *Onchidium*; s. S. 1077.

„ „ „ 2759. **Bohn, G.,** Ondes musculaires et locomotrices; s. S. 1080.

„ „ „ 2760. **Vlès, F.,** Procès-verbal; s. S. 1082.

„ „ „ 2761. **Nonne, F.,** Nervensystem und Regeneration; s. S. 1084.

„ „ „ 2762. **Szymanski, J. S.,** Aktivität und Ruhe; s. S. 1084.

„ „ „ 2763. **Bournon, E.,** Chaux carbonatée et l'arragonite s. S. 1087.

„ „ „ 2764. **Stempell, W.,** Bildung und Wachstum der Schale; s. S. 1087.

„ „ „ 2765. **Joy, C. A.,** Analyse des Gehäuses von *Helix*; s. S. 1089.

„ „ „ 2766. **Wicke, B.,** Chemisch-analytische Ergebnisse; s. S. 1089.

„ „ „ 2767. **Döring, A.,** Zusammensetzung der Pulmonatenschale: s. S. 1089.

„ „ „ 2768. **Schlossberger, J.,** Muschelschalen; s. S. 1089.

„ „ „ 2769. **Wicke, W.,** Analyse des *Helix*-Deckels; s. S. 1088;

„ „ „ 2770. **De la Bèche, H. T.,** Researches of the theoretical geology; s. S. 1090.

„ „ „ 2771. **Kelly, A.,** Conchit; s. S. 1090.

„ „ „ 2772. **Leydig, F.,** Farben der Hautdecke; s. S. 1093.

„ „ „ 2772[a]. **Clessin, S.,** Mollusken im Winter; s. S. 1097.

„ „ „ 2773. **Dautzenberg, P.,** Rede; s. S. 1098.

„ „ „ 2774. **Schlesch, H.,** Abnormitäten bei Clausilien; s. S. 1098.

„ „ „ 2775. **Yung, E.,** L'influence des milieux physiques; s. S. 1100.

Literatur-Verzeichnis-Nr. 2776. **Varigny, H. de,** Nanisme; s. S. 1103.

„ „ „ 2777. **Pelseneer, P.,** Hermaphroditism in Mollusca; s. S. 1110.

„ „ „ 2778. **Merton, H.,** Lebenduntersuchung an den Zwitterdrüsen; s. S. 1110.

„ „ „ 2779. **Rosenwald, K.,** Geschlechtswechsel von *Limax laevis*; s. S. 1114.

„ „ „ 2779a. **Platner, G.,** Samenfäden der Lungenschnecken; s. S. 1114.

„ „ „ 2779b. **Kostanecki, K. u. A. Wierzejski,** Achromatische Substanz im befruchteten Ei; s. S. 1116.

„ „ „ 2780. **Simroth, H.,** Naturgeschichte der Nacktschnecken; s. S. 1123.

„ „ „ 2780a. **Dorello, P.,** Funzione delle glandole digitate nel *Helix*; s. S. 1126.

„ „ „ 2781. **Perez, J. M.,** Génération des Mollusques; s. S. 1129.

„ „ „ 2782. **Brockmeier, H.,** Fortpflanzung von *Helix nemoralis*; s. S. 1130.

„ „ „ 2783. **Lang, A.,** Vererbungswissenschaftliche Miszellen; s. S. 1130.

„ „ „ 2784. **Pelseneer, P.,** Hybridation chez les Mollusques; s. S. 1132.

„ „ „ 2785. **Locard, A.,** Hélices françaises; s. S. 1133.

„ „ „ 2786. **Cole, W. H.,** Egg-laying in *Planorbis*; s. S. 1136.

„ „ „ 2787. **Baker, F. C.,** Mollusca of the Chicago area; s. S. 1136.

„ „ „ 2788. **Clapp, W. F.,** Eggs and young of *Ancylus*; s. S. 1136.

„ „ „ 2789. **Crampton, H. E.,** Studies on *Partula* of Tahiti; s. S. 1137.

„ „ „ 2790. **Haniel, C. B.,** Variationsstudie an *Amphidromus*; s. S. 1138.

„ „ „ 2791. **Zimmermann, F.,** Variabilität von *Carychium*; s. S. 1140.

„ „ „ 2792. **Rotarides, M,** Bändervariation von *Cepaea vindobonensis*; s. S. 1143.

„ „ „ 2793. **Schilder, F.,** Bänder-Variationen unserer *Cepaea*; s. S. 1143.

„ „ „ 2794. **Schilder, F.,** Variabilität von *Cepaea*; s. S. 1143.

„ „ „ 2795. **Rensch, B.,** Rassenkreis der *Campylaea zonata*; s. S. 1148.

Literatur-Verzeichnis-Nr. 2796. **Kobelt, W.**, Sizilianische *Iberus*; s. S. 1148.

„ „ „ 2796ª. **Boettger, C. R.**, *Sulcobasis concisa*; s. S. 1148.

„ „ „ 2797. **Crampton, H. E.**, Studies on *Partula* of Mariana Islands, Guam and Saipan; s. S. 1150.

„ „ „ 2798. **Crampton, H. E.**, Contemporaneous organic differentiation in *Partula* of Moorea; s. S. 1150.

„ „ „ 2799. **Garrett, A.**, Mollusca of the Society Islands; s. S. 1150.

„ „ „ 2800. **Mayor, A. G.**, *Partula* from Tahiti; Variation; s. S. 1150.

„ „ „ 2801. **Gaschott, O.**, Rassenkreis *Campylaea zonata*; s. S. 1151.

„ „ „ 2801ª. **Boettger, C. R.**, *Campylaeinae* im Alpengebiet; s. S. 1151.

„ „ „ 2802. **Crabb, E. D.**, Genetic experiments with *Lymnaea* and *Physa*; s. S. 1152.

„ „ „ 2803. **Trechman**, *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum*; s. S. 1154.

„ „ „ 2804. **Collin**, *Limnaea stagnalis* et ses variétés en Belgique; s. S. 1154.

„ „ „ 2805. **Ancey, C. F.**, Mollusques gastéropodes sénestres; s. S. 1254.

„ „ „ 2806. **Crampton, H. E.**, Coincident production of dextral and sinistral young in *Partula*; s. S. 1156.

„ „ „ 2807. **Diver, C.**, Inheritance of inverse symmetrie in *Lymnaea*; s. S. 1156.

„ „ „ 2808. **Conklin, E. C.**, Cause of inverse symmetrie; s. S. 1157.

„ „ „ 2809. **Sturtevant, A. H.**, Inheritance of direction of coiling in *Lymnaea* s. S. 1157.

„ „ „ 2810. **Dillewijn, C. van u. J. C. s'Jacob**, Temperatur und Erregbarkeit bei *Helix*; s. S. 1165.

„ „ „ 2811. **Bethe, A.**, Anatomie und Physiologie des Nervensystems; s. S. 1166.

„ „ „ 2812. **Yung, E.**, Cécité de l'Escargot; s. S. 1171.

„ „ „ 2813. **Arey, L. B. u. W. J. Crozier**, *Onchidium*; s. S. 1172.

„ „ „ 2814. **Yung, E.**, Sens olfactif de l'Escargot; s. S. 1174.

„ „ „ 2815. **Davenport, C. B. u. H. Perkins**, Geotaxis; s. S. 1175.

„ „ „ 2816. **Hanström, B.**, Geruch, Geschmack und allgemeiner chemischer Sinn; s. S. 1180.

Literatur-Verzeichnis-Nr. 2817. **Velten, C.**, De sensu olfactus; s. S. 1182.

„ „ „ 2818. **Dubois, R.**, Physiologie de l'olfaction; s. S. 1182.

„ „ „ 2818ª. **Wächtler, W.**, Biologie von *Poiretia algira*; s. S. 1187.

„ „ „ 2819. **Kennel, P. v.**, Fonctions des grandes tentacules des Limaces rouges; s. S. 1191.

„ „ „ 2820ª. **Nagel, W.**, Verhalten wirbelloser Tiere gegen galvanische Reizung; s. S. 1192.

„ „ „ 2820ᵇ. **Nagel, W.**, Galvanische Reizung bei Wassertieren; s. S. 1192.

„ „ „ 2820ᶜ. **Nagel, W.**, Galvanotaxis; s. S. 1192.

„ „ „ 2821. **Schäfer, K. L.**, Drehschwindel bei Tieren; s. S. 1196.

„ „ „ 2822. **Adanson, M.**, Histoire naturelle de Sénégal; s. S. 1203.

„ „ „ 2823. **Dubuy, D.**, Mollusques du département du Gers; s. S. 1203.

„ „ „ 2824. **Steifensand, K. A,** De evolutione visus organi; s. S. 1204.

„ „ „ 2825. **Piéron, H.**, Loi de l'oubli chez la Limnée; s. S. 1209.

I. System.

Wenn es gilt, für eine größere oder kleinere Gruppe ein System aufzustellen, so muß zunächst Klarheit darüber geschaffen werden, welche Teile des Organismus als Charakteristika und Trennungsmerkmale überhaupt Verwendung finden können. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß es um so leichter ist, solche Kennzeichen zu finden, je größere Abteilungen man gegeneinander abgrenzen will. Überblicken wir zunächst kurz, welche Organe eines Pulmonaten taxonomischen Wert beanspruchen können.

1. Die Stellung der Augen.

Die Tatsache, daß die Wasserlungenschnecken die Augen an der Basis, die eigentlichen landlebenden Pulmonaten auf der Spitze der Fühler tragen, veranlaßte Schmidt (989) zur Aufstellung der Gruppen Basommatophora und Stylommatophora. Damit war eine der wichtigsten Grundlagen für das System geschaffen, eine Grundlage, die auch heute noch durchaus besteht. Freilich sind damit nur 2 große Abteilungen getrennt, und die Schwierigkeit, diese Gruppen weiter zu gliedern, blieb bestehen.

2. Die Schale.

Daß alle Formen ohne äußerlich sichtbare Schale erst sekundär diesen Zustand erreicht haben, wird wohl kaum angezweifelt. Die zunehmende Ausdehnung der Schalen- oder Mantellappen führt schrittweise von normal beschalten Arten zu den sogenannten Nacktschnecken mit innerer oder schließlich fehlender Schale (s. S. 97 ff.). Der Vorgang der Schalenreduktion ist aber ganz sicher mehrmals und unabhängig in verschiedenen Gruppen erfolgt, und so ist klar, daß ihr keinerlei taxonomischer Wert zukommen kann. Bleiben wir bei den normal entwickelten Schalen, so haben sie lange Zeit hindurch das einzige systematische Unterscheidungsmerkmal gebildet. Zweifellos muß auch heute noch der allgemeinen Form der Schale ein hoher taxonomischer Wert zugemessen werden, nur kann das System nicht ausschließlich darauf begründet werden. Schon bei einer generischen Gruppierung können auf Grund der Schale allein ganz falsche Ergebnisse gezeitigt werden. Die Formenketten (s. S. 1147) führen uns Beispiele vor Augen, wo die Endglieder der Reihe auffallend verschiedene Schalen besitzen, die man verschiedenen Gattungen zuordnen müßte, falls eben nicht alle möglichen Zwischenstufen bekannt wären und

die Kenntnis der inneren Anatomie Gegenteiliges erforderte. Andererseits können Formen mit auffallend ähnlichen Gehäusen doch verschiedenen Gattungen angehören. So wurden in der alten Systematik stets die sogenannten „hornfarbenen Campylaeen" in eine Gruppe zusammengestellt. Die Berücksichtigung aller Organe der Tiere zeigt aber, daß es sich um keine natürliche Gruppe handelt, daß es recht verschiedene Tiere sind, die die hornfarbenen Gehäuse nur in Konvergenz erworben haben (z. B. *Campylaea Campylaea planospira*, *Helicigona Chilostoma foetens* und *Helicigona Arianta zonata*. — Vgl. Boettger [2801a]). Damit wird auch ersichtlich, daß die Schalenstruktur nicht unbedingt maßgebend ist. Ja, selbst das für die Clausilien so charakteristische Clausilium zusammen mit den mancherlei Falten und Lamellen kann durch äußere Faktoren beeinflußt werden und gegebenenfalls nicht absolut sichere Schlüsse zulassen.

Mag also auch die Schale, wenigstens für viele Gruppen, ein relativ gutes Erkennungszeichen bilden, so kann sie doch nie allein für eine sichere systematische Gliederung herangezogen werden. Die Kenntnis der inneren Anatomie ist nach unserem heutigen Wissensstand ein unerläßliches Postulat.

3. Die Fußsohle.

Simroth hat nach Pilsbry's Vorschlag auf die Ausbildung der Sohle ein Hauptgewicht gelegt und folgende Aufstellung gemacht:

Lissopoda { *Basommatophora* / *Stylommatophora* { *Aulacopoda*: Zonitiden, Limaciden usw. / *Holopoda* : Heliciden, Pupiden usw.

Soleolifera . . . . . Rathouisiiden, Vaginuliden, Oncidiiden.

Die Abgliederung der Rathouisiiden und Vaginuliden mit ihrer in Soleolae geteilten Sohle als Soleoliferen hat ohne Zweifel Berechtigung. „Eine Unklarheit entsteht nur insofern", so schreibt Simroth selbst, „als sich ihnen die Oncidiiden anschließen dürften, aber mit Verlust der Sohlengliederung". Eine ähnliche Unsicherheit tritt weiter auch zwischen den Aulacopoden und Holopoden auf, da man nach Simroth „bloß die Verhältnisse des toten Fußes zugrunde legen darf" (s. S. 15). Damit aber verliert diese Abtrennung sehr an Wert.

4. Das Nervensystem.

Wenn wir *Chilina*, die in der Visceralkommissur noch die Chiastoneurie bewahrt hat, an den Ausgangspunkt stellen, und wir können kaum anders, so läßt sich zweifellos die Tendenz der Konzentration der Ganglien feststellen. Simroth ordnet die verschiedenen Typen in eine Reihe, an deren Ende Formen wie *Vaginula* oder *Hyalimax* stehen mit vollkommener Verschmelzung der Ganglien zu einem quergelagerten Wulst (s. S. 254ff.). Ein Blick auf diese Reihe zeigt aber, daß „mit einem natürlichen System wohl kaum eine schärfere Parallele" auftritt, d. h. die Konzentration ist auf verschiedenen Zweigen angestrebt worden.

5. Der Kiefer.

Dem Kiefer ist wiederholt ein hoher taxonomischer Wert zugesprochen worden. Mörch teilte daraufhin die Stylommatophoren ein in:

Agnatha *Odontognatha*
Oxygnatha *Elasmognatha*
Aulacognatha

Später fügte man noch hinzu:

Stegognatha *Goniognatha,*

und Taylor, der die Lymnaeiden als *Trignatha* den *Monognatha* gegenüberstellt, führt unter letzteren noch auf:

Pycnognatha *Leiognatha.*

Simroth zeigt zwar (S. 295ff.), daß gewisse Kieferformen bei gewissen Gruppen sehr häufig vorkommen (z. B. Achatinellen aulacognath, Heliciden odontognath usw.); doch führt er fast überall oft sehr zahlreiche Ausnahmen an, so daß der systematische Wert dieses Organes recht hinfällig wird. So möchte ich dem Kiefer überhaupt jeden taxonomischen Wert absprechen (s. S. 869), zumal Kobelt (847) eine weitgehend transgressive Variabilität feststellen konnte. Auf jeden Fall ist bei Heranziehung der Kiefergestalt für systematische Einordnung größte Vorsicht geboten.

6. Die Radula.

Die Einteilung der Prosobranchier auf Grund der Radula durch Troschel führte naturgemäß auch dazu, ähnliches für die Pulmonaten anzustreben, leider ohne gleichen Erfolg. Trotzdem bietet die Ausgestaltung der Radulazähne manchen wichtigen Anhaltspunkt für die Einordnung von Formen in systematische Gruppen. Vor allem ist es Thiele, der in neuerer Zeit immer wieder darauf zurückkommt. Aber auch hier darf der taxonomische Wert nicht überschätzt werden, besonders bei der Unterscheidung kleinerer Gruppen, da nach Hoff (1940) die Form der Zähne transgredierend variiert. Wohl aber mag die Zahnform für die Einordnung in Familien oft recht zweckmäßig sein, wenn vielleicht auch allein nicht absolut maßgeblich.

Schwieriger liegen die Verhältnisse bei den Raublungenschnecken, die wiederholt wegen der Gleichheit der pfriemenförmigen Zähne und des Fehlens eines Kiefers als *Agnatha* oder *Agnathomorpha* zusammengefaßt worden sind. Es kann heute wohl als sicher gelten, daß eine solche Gruppe keine natürliche ist, daß vielmehr die einzelnen Raubformen auf ganz verschiedene Gruppen von Pflanzenfressern zurückzuführen sind. Freilich bleibt oft noch unsicher, welche Arten als Ausgangspunkt zu nehmen sind.

7. Die Niere.

Die zahlreichen Angaben, die vor allem Semper über die Niere und das Verhalten des Ureters machte, hat Pilsbry dazu benutzt, eine systematische Gruppierung darauf zu gründen (s. S. 408). Er unterschied

Orthuretra, *Ileteruretra* und *Sigmuretra*. Athoracophoriden und Vaginuliden bleiben dabei unberücksichtigt; nach Simroth (S. 408) könnten sie als *Klasturetra* angeschlossen werden. Die Pilsbrysche Einteilung wird auch in neuerer Zeit noch oft angewandt. So nimmt sie Watson (2694) auf und vor allem Steenberg*). Thiele (2053) hingegen kann sich nicht durchaus anschließen, da nicht überall der natürlichen Verwandtschaft Rechnung getragen werde. Er kommt damit mehr zu dem Simrothschen Standpunkt: „Man mag also wohl die Ausdrücke orthuretrisch und sigmuretrisch gebrauchen, um die vollkommene Ausbildung einer Schnecke in dem einen oder anderen Sinne kurz zu bezeichnen, schwerlich aber im streng phylogenetischen" (s. S. 408). Auch ich möchte mich mehr zu der Ansicht von Simroth und Thiele bekennen und die Bezeichnungen mehr nur descriptiv angewandt wissen, nicht im phylogenetischen Sinne und damit als Gruppencharakteristikum.

8. Die Lunge.

Nachdem Plate die Verhältnisse der Lunge der Athoracophoriden klargelegt und gezeigt hatte, daß sie im Bau von dem anderer Pulmonaten nicht unwesentlich abweichen, hat man immer wieder, und wohl mit Recht, diese kleine Gruppe als Tracheopulmonaten allen übrigen als Vasopulmonaten gegenübergestellt. Für eine weitere Einteilung der Vasopulmonaten lassen sich aber auf Grund des Atemorganes keine Merkmale finden.

9. Der Genitalapparat.

Von allen inneren Organen ist, vor allem in neuerer Zeit, dem Genitalapparat starke Beachtung für systematische Zwecke geschenkt worden. Man wird ohne weiteres zugeben müssen, daß Verschiedenheiten im Bau des Fortpflanzungsapparates als sicherstes Zeichen einer Verschiedenheit zweier äußerlich sehr ähnlicher Formen gelten muß; eine Vermischung ist dann so gut wie ausgeschlossen, und die morphologisch zu trennenden Tiere bleiben auch biologisch als selbständige Typen bestehen. Schwieriger ist aber die Frage, ob wir Tiere mit sehr ähnlich gebautem Geschlechtsapparat auch als phylogenetisch nahestehend ansehen dürfen. Den echten Arioniden und Philomyciden fehlt ein echter Penis, denn der als solcher bezeichnete Endabschnitt entbehrt eines Retraktors. Andererseits finden wir bei Vitriniden und Urocycliden Tiere mit und ohne Pfeildrüse nebeneinander. Daraus wird klar, daß alleinige Berücksichtigung des Genitalapparates ebenfalls nicht zur Aufstellung eines Systems genügen kann. Für die Heliciden s. l. hat Pilsbry den Versuch gemacht, in erster Linie den Geschlechtsapparat zum Einteilungsgrund zu nehmen. Er stellte folgende Gruppen auf:

Haplogona mit *Endodonta, Pyramidula*;
Protogona mit *Praticolella, Polygyra, Dorcasia* u. a.;

*) Steenberg, C. M., Études sur l'anatomie et la systématique des maillots (Fam. *Pupillidae* s. lat.). — Vidensk. Meddel. Dansk. Naturhist. Foren., LXXX, 1925.

Macroogona mit *Stylodonta*, *Acavus*, *Ampelita*, *Caryodes*, *Panda* u. a.;
Teleophallogona mit *Thysanophora*, *Zaphysema* und *Sagda*,
Epiphallogona mit *Pleurodonte*, *Camaena*, *Obba* u. a.;
Belogona mit *Cepolis*, *Eulota*, *Acanthinula*, *Vallonia*, *Helicigona*, *Helix* u. a.

Pilsbry ging bei dieser Einteilung vom Einfachen aus, zum Komplizierteren fortschreitend. Ein solcher Versuch enthält zweifellos manches beachtliche, wenn er auch heute kaum noch im vollen Umfang angenommen werden kann. Schon bei den *Haplogona* kann Pilsbry selbst die Einteilung nicht durchführen, da sich *Pyramidula* nicht fügen will. Doch auch wenn man sie, wie heute allgemein, den Pupiden zuzählt, so reihen sich nach neueren Untersuchungen von Soós auch manche *Patula*-Arten nicht mehr recht ein. Aber auch in den anderen Gruppen bleiben manche Ausnahmen. Neue Untersuchungen vergrößern die Zahl dieser Ausnahmen immer mehr, und so kommt man mehr und mehr von Pilsbry's Einteilung ab. Es wird also wieder deutlich, daß bei Berücksichtigung eines einzigen Organes bzw. Organsystems ein natürliches System kaum aufzustellen ist. Und es ist ja auch durchaus verständlich, daß Anhangsgebilde wie Pfeilsack, Blasenstieldivertikel, Drüsen usw. sehr wohl unabhängig voneinander bei verschiedenen Formen aufgetreten bzw. verschwunden sein können.

Von allen angeführten Organen kann also ein einzelnes allein nicht zur Aufstellung eines Systems genügen, nur eine Berücksichtigung möglichst aller Teile gleichzeitig kann vielleicht zu einem Ziel führen. Unter den Merkmalen aber nehmen Schale, Radula und Genitalapparat eine bevorzugte Stellung ein.

Wenden wir uns dann der systematischen Aufstellung zu, so ist es nicht Zweck einer solchen, absolute Vollständigkeit zu erzielen. So müssen vor allem die Arten außer Betracht bleiben. Wenn wir nach einem System suchen, das wir der Aufstellung zugrunde legen können, so scheint mir dasjenige von Thiele (im Handbuch der Zoologie) am geeignetsten zu sein. Thiele hat hier den Versuch gemacht, auch unter Berücksichtigung neuester Forschungsergebnisse ein möglichst natürliches System zu bilden. Daß damit nichts Endgültiges geschaffen ist, betont Thiele selbst ausdrücklich; aber sein System entspricht eben in der Hauptsache dem heutigen Stand unserer Kenntnisse. Unterteilungen der Familien sind mit einigen Ausnahmen von Thiele nicht angeführt worden. Soweit dies zweckmäßig ist, soll es aber hier geschehen.

Zuvor jedoch soll ganz kurz das System von P. Fischer angeführt werden, das sich lange Zeit großer Beliebtheit erfreut hat und wohl z. T. auch heute noch gelegentlich Anwendung findet.

System nach P. Fischer.

Stylommatophora.

I. *Monotremata.*

A. *Agnatha.*

1. Fam. *Testacellidae. Testacella, Strebelia, Streptostylus, Glandina, Pseudosubulina, Streptostele, Streptaxis, Gibbus, Daudebardia, Guestieria, Aërope, Paryphanta, Rhytida.*

B. *Gnathophora.*

a) *Hologna tha.*

2. Fam. *Selenitidae. Selenites, Plutonia, Trigonochlamys, Pseudomilax.*
3. Fam. *Limacidae. Urocyclus, Mariaella, Parmarion, Helicarion, Vitrinopsis, Damyantia, Ariophanta, Vitrinoconus, Parmacella, Limax, Amalia, Vitrina, Zonites* (mit *Stenopus, Moreletia, Zonites, Hyalinia*).
4. Fam. *Philomycidae. Philomycus.*
5. Fam. *Helicidae. Oopelta, Arion, Ariolimax, Geomalacus, Anadenus, Prophysaon, Hemphillia, Cryptostracon, Binneya, Xanthonyx, Helix* (mit *Sagda, Patula* [mit *Discus, Pyramidula, Acanthinula, Trochomorpha, Endodonta*], *Punctum, Caracolus* [mit *Caracolus, Lucerna, Polydontes, Isomeria, Cepolis*], *Solaropsis, Anchistoma* [mit *Gonostoma, Caracollina, Ophiogyra, Polygyratia, Polygyra, Dadalochia, Strobila, Stenotrema, Triodopsis, Isognomostoma, Corilla, Plectopylis*], *Helicogena* [mit *Thelidomus, Liochila, Otala, Eurycratera, Partenia, Coryda, Histrio*], *Polymita, Calcarina, Helicella* [mit *Xerophila, Euparypha, Heliomanes, Jacosta, Candidula, Turricula, Cochlicella, Ochthephila, Vallonia, Fruticicola, Petasia, Eulota, Carthusiana, Zenobia, Trichia, Nummulina, Camena, Acusta, Satsuma, Trachia, Eurystoma, Angasella, Plectotropis*], *Cochlea* [mit *Aglaia, Odontura, Epiphragmophora, Eurycampta, Leptarionta, Macrocyclis, Arianta, Campylaea, Chilotrema, Tachea, Cantareus, Pomatia, Eremina, Macularia, Levantina, Iberus, Murella, Hemicycla, Plebecula, Leptaxis, Lampadia, Pseudocampylaea, Dorcasia, Hadra, Galaxias, Sphaerospira, Xanthomelon, Anoglypta, Thersites, Merope, Albersia, Chloritis, Pedinogyra, Ampelita*], *Obba* [mit *Planispira, Phania*]; *Geotrochus* [mit *Papuina, Pseudopartula?*], *Acavus* [mit *Stylodonta*], *Helicophanta* [mit *Panda*], *Cochlostylus* [mit *Axina, Pfeifferia, Chlorea, Corasia, Callicochlias, Helicostyla, Orustia, Cochlodryas, Orthostylus, Phengus, Eudoxus, Canistrum, Chrysallis, Phaenicobius, Prochilus*]); *Bulimus, Berendtia, Rhodea.*
6. Fam. *Orthalicidae. Orthalicus.*
7. Fam. *Bulimulidae. Bulimulus* (mit *Placostylus, Amphidromus, Partula*); *Peltella, Pellicula.*
8. Fam. *Cylindrellidae. Cylindrella, Lia, Macroceramus, Pineria.*

9. Fam. *Pupidae. Anostoma, Hypselostoma, Buliminus, Pupa, Zospeum, Vertigo, Megaspira, Strophia, Holospira, Eucalodium, Coeliaxis, Perrieria, Balea, Clausilia* (mit *Phaedusa, Nenia*).
10. Fam. *Stenogyridae. Achatina, Stenogyra,* (mit *Obeliscus, Rumina, Opeas, Spiraxis, Leptinaria, Subulina, Glessula*), *Ferussacia, Caecilianella.*
11. Fam. *Helicteridae. Helictes (Achatinella)* (mit *Auriculella, Amastra, Carelia*), *Tornatellina.*

b) *Elasmognatha*

12. Fam. *Succineidae. Succinea, Homalonyx, Hyalimax.*
13. Fam. *Athoracophoridae. Athoracophorus.*

II. *Ditremata.*

A. *Terrestria*

14. Fam. *Vaginulidae. Vaginula.*

B. *Aquatica.*

15. Fam. *Oncidiidae. Peronia, Oncidium, Oncidiella.*

Basommatophora.

A. *Geohydrophila.*

16. Fam. *Auriculidae. Carychium, Coelostele, Scarabus, Auricula, Alexia, Tralia, Marinula, Plecotrema, Cassidula, Melampus, Leuconia, Blauneria, Pedipes.*
17. Fam. *Otinidae. Otina, Camptonyx.*

B. *Hydrophila.*

18. Fam. *Lymnaeidae. Ancylus, Gundlachia, Latia, Lymnaea, Amphipeplea, Planorbis, Isidora.*
19. Fam. *Physidae. Physa, Aplexa.*
20. Fam. *Chilinidae. Chilina.*

C. *Thalassophila.*

21. Fam. *Siphonariidae. Siphonaria.*
22. Fam. *Gadiniidae. Gadinia.*
23. Fam. *Amphibolidae. Amphibola.*

System nach Thiele.

Bei der dauernd wechselnden Auffassung über die Gültigkeit von Namen, über die Unterteilung von Familien und Gattungen ist es nicht möglich, etwas Abgeschlossenes zu bringen; ebenso ist bei der Unsicherheit vieler kleiner Genera eine Vollständigkeit kaum zu erreichen. Soweit möglich habe ich Thiele's Aufstellung erweitert.

I. *Basommatophora.*

1. Sippe *Acteophila.*

1. Fam. ***Ellobiidae.***
   1. subfam. *Pedipedinae. Pedipes* Adanson, *Marinula* King.
   2. subfam. *Pythiinae. Pythia* Bolten.

3. subfam. *Ellobiinae.* *Alexia* Gray, *Leuconia* Gray, *Blauneria* Shuttleworth, *Tralia* Gray, *Plecotrema*, H. u. A. Adams, *Melampus* Montfort, *Cassidula* Férussac, *Ellobium* Bolten (= *Auricula* Lamarck).

4. subfam. *Carychiinae.* *Carychium* O. F. Müller.

Nach Odhner*) sind die *Ellobiidae* wie folgt zu teilen:

1. subfam. *Carychiinae.* *Carychium* O. F. Müller, *Zospeum* Bourguignat.
2. subfam. *Melampodinae.* *Melampus* Montfort, *Tralia* Gray.
3. subfam. *Pedipedinae.* *Pedipes* Adanson, *Marinula* Gray, *Plecotrema* Adams.
4. subfam. *Pythiinae.* *Pythia* Bolten (= *Scarabus* Montfort), *Alexia* Leach, *Blauneria* Shuttleworth.
5. subfam. *Cassidulinae.* *Ophiocardelus* Beck, *Enderodonta* Sykes (= *Laimodonta* Adams), *Cassidula* Férussac, *Auriculastra* Martens.
6. subfam. *Ellobiinae.* *Ellobium* Bolten (= *Auricula* Lamarck).

2. Fam. ***Otinidae.*** *Otina* Gray.

2. Sippe. *Amphibolacea.*

3. Fam. ***Amphibolidae.*** *Amphibola* Schumacher, *Ampullarina* Sowerby.

3. Sippe. *Patelliformia.*

4. Fam. ***Gadiniidae.*** *Gadinia* Gray.

5. Fam. ***Siphonariidae.*** *Siphonaria* Sowerby (nach Dall [1372] mit subgen. *Siphonaria* s. str., *Liriola* Dall); *Kerguelenia* Iredale.

4. Sippe *Hygrophila.*

6. Fam. ***Chilinidae.*** *Chilina* Gray.

7. Fam. ***Latiidae.*** *Latia* Gray.

8. Fam. ***Physidae.*** *Aplexa* Fleming, *Physa* Draparnaud.

9. Fam. ***Lymnaeidae.*** *Lymnaea* Lamarck, *Amphipeplea* Nilsson.

Nach verschiedenen Autoren (Geyer, Roszkowski u. a.) wohl besser *Lymnaea* getrennt in:

Lymnaea Lamarck, *Radix* Montfort, *Stagnicola* Leach, *Leptolymnaea*, Swainson, *Galba* Schrank, *Amphipeplea* Nilsson.

Dazu als neu: *Pseudosuccinea* Baker.

Die Hawaii-Formen auch als gen. *Erinna* Adams.

10. Fam. ***Planorbidae.*** *Isidora* Ehrenberg**) (= *Bulinus* Adanson), *Miratesta* P. u. F. Sarasin, *Planorbis* O. F. Müller, *Segmentina* Fleming, *Neoplanorbis* Pilsbry, *Carinifex* Binney, *Choanomphalus* Gerstfeld, *Pompholyx* Lea, *Nautilinus* Mousson.

---

*) N. Hj. Odhner, *Marinula juanensis* n. sp., nebst Bemerkungen über die Systematik der Ellobiiden. — Arkiv Zool. XVII, 1925.

**) Meist zu den Lymnaeiden gestellt.

Dazu: *Indoplanorbis* Annandale u. Prashad*), *Camptoceras* Benson.*)

Germain (2008) stellt folgende Unterfamilien auf:

1. subfam. *Planorbinae.* *Planorbis* O. F. Müller (mit subgen. *Planorbis* s. str., *Planorbina* Haldeman, *Pierosoma* Dall, *Taphius* Adams, *Helisoma* Swainson, *Planorbella* Haldeman, *Tropidiscus* Stein, *Diplodiscus* Westerlund, *Paraspira* Dall, *Tropicorbis* Brown u. Pilsbry, *Bathyomphalus* Agassiz, *Gyraulus* Agassiz, *Torquis* Dall, *Armiger* Hartmann, *Menetus* Adams, *Hippeutis* Agassiz), *Segmentina* Fleming, *Planorbula* Haldeman.
2. subfam. *Pompholyginae.* *Pompholyx* Lea, *Carinifex* Binney.
3. subfam. *Choanomphalinae.* *Choanomphalus* Gerstfeld (mit subgen. *Choanomphalus* s. str., *Achoanomphalus* Lindholm, *Sulcifer* Lindholm).

Geyer**) dagegen führt für die deutschen Formen folgende von Germain als Untergattungen gebrauchten Gruppen als Genera auf: *Planorbis* (= *Tropidiscus*), *Spiralina*, *Paraspira* (= *Gyrorbis*), *Gyraulus*, *Bathyomphalus*, *Armiger*, *Hippeuthis.*

Dazu: *Coretus* Gray und *Segmentina.*

Dybowski u. Grochmalicki***) stellen für die *Choanomphalus*-Arten aus dem Baikalsee die neue Familie *Wladislaviidae* auf.

11. Fam. ***Ancylidae.*** *Protancylus* P. u. F. Sarasin, *Ancylastrum* Bourguignat, *Ferrissia* Walker, *Pseudancylus* Walker, *Lanx* Clessin, *Rhodacmaea* Walker, *Gundlachia* Pfeiffer, *Ancylus* O. F. Müller (mit subgen. *Ancylus* s. str., *Acroloxus* Beck), *Pseudancylastrum* Lindholm, *Uncancylus* Pilsbry, *Hebetancylus* Pilsbry, *Anisancylus* Pilsbry.

Nach Baker†) muß *Lanx* als Vertreter einer eigenen Familie *Lancidae* angesehen und näher zu den Lymnaeiden, nicht Ancyliden, gestellt werden.

II. *Stylommatophora.*

1. Sippe. *Oncidiacea.*

1. Fam. ***Oncidiidae.*** *Oncidium* Buchanan, *Oncidiella* Gray, *Peronina* Plate, *Oncidina* Semper, *Oncis* Plate.

Dazu nach Hoffmann††): *Watsoniella* Hoffmann.

---

*) Vgl. hierzu auch Annandale u. Amin-ud-Din (2570).

**) D. Geyer, Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. 3. Aufl. Stuttgart 1927.

***) B. Dybowski u. J. Grochmalicki, Contributions à la connaisance des Mollusques du lac Baical. — Kosmos, Journ. Soc. Pol. Nat. Kopernik, L, 1925.

†) H. B. Baker, Anatomy of *Lanx*, a limped-like Lymnaeid Mollusk. — Publ. Calif. Acad. Sc. (4) XIV, 1925.

††) H. Hoffmann, Zur Kenntnis der Oncidiiden. — Zool. Jahrb., Syst. (im Druck).

2. Sippe. *Soleolifera.*

2. Fam. ***Rathouisiidae.*** *Rathouisia* Heude, *Atopos* Simroth.

3. Fam. ***Vaginulidae*** (= ***Veronicellidae***). *Vaginula* Férussac (= *Veronicella* Blainville). Nach Hoffmann (2359*), Grimpe u. Hoffmann (2599a, 2599b), Baker**) ergibt sich folgende Einteilung der Familie.

1. subfam. *Pseudoveronicellinae* (= *Meisenheimeriinae*), *Pseudoveronicella* Germain (= *Pleuroprocta* Simroth), *Laevicaulis* Simroth (= *Meisenheimeria* Grimpe u. Hoffmann), *Filicaulis* Simroth (= *Vanigula* Grimpe u. Hoffmann), *Leidyula* (Baker) Hoffmann (= *Cylindrocaulus* Hoffmann), *Vaginina* Simroth.
2. subfam. *Vaginulinae.* *Vaginula* Férussac, *Phyllocaulis* Colosi.
3. subfam. *Imeriniinae* (= *Sarasinulinae*). *Angustipes* Colosi (= *Belocaulus* Hoffmann), *Imerinia* Cockerell (= *Sarasinula* Grimpe u. Hoffmann).
4. subfam. *Semperulinae.* *Semperula* Grimpe u. Hoffmann.

3. Sippe. *Succineacea.*

4. Fam. ***Succineidae.*** *Succinea* Draparnaud (mit subgen. *Oxyloma* Westerlund, *Amphibina* Hartmann, *Lucena* Oken, *Succinea* s. str., *Brachyspira* Pfeiffer, *Laxisuccinea* Cooke); *Homalonyx* Orbigny, *Neohyalimax* Simroth, *Hyalimax* H. u. A. Adams.

Dazu noch Rao***): *Camptonyx* Benson, *Lithotis* Blanford, *Indosuccinea* Rao.

4. Sippe. *Tracheopulmonata.*

5. Fam. ***Athoracophoridae.*** *Athoracophorus* Gould, *Aneitea* Gray, *Aneitella* Cockerell, *Ottonia* Simroth, *Neomecklenburgia* Simroth.

Nach Suter (1703) und besonders Grimpe u. Hoffmann (2599a) gestaltet sich die Übersicht folgendermaßen:

1. subfam. *Athoracophorinae.* *Athoracophorus* Gould (mit subgen. *Athoracophorus* s. str., *Conophora*, *Pseudaneitea*, *Amphiconophora*).
2. subfam. *Aneitinae.* *Aneitea* Gray (mit subgen. *Triboniophorus* Graeffe, *Aneityopsis* Grimpe u. Hoffmann), *Ottonia* Simroth, *Neomecklenburgia* Simroth, *Aneitella* Cockerell.

*) H. Hoffmann, On some North American *Vaginulidae.* — Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, LXXIX, 1927. — Über Vaginuliden aus dem Reichs-Museum Stockholm. — Arkiv Zool., XIX, 1927.

**) H. B. Baker, Nomenclature of *Veronicellidae.* — Nautilus, LXXVIII, 1925.

***) H. S. Rao, Asiatic *Succineidae* in the Indian Museum. — Rec. Ind. Mus., XXVI, 1925.

5. Sippe. *Achatinellacea.*

6. Fam. ***Achatinellidae.*** *Partulina* Pfeiffer, *Newcombia* Pfeiffer, *Achatinella* Swainson.

7. Fam. ***Tornatellinidae.*** *Auriculella**) Pfeiffer, *Elasmias* Pilsbry, *Lamellovum* Pilsbry, *Tornatellina* Pfeiffer, *Tornatellides* Pilsbry, *Tornatellaria* Pilsbry, *Fernandezia* Pilsbry, *Pacificella***) Odhner.

8. Fam. ***Partulidae.*** *Partula* Férussac.

6. Sippe. *Vertiginacea.*

9. Fam. ***Valloniidae.*** *Vallonia* Risso, *Acanthinula* Beck, *Pyramidula* Fitzinger, *Patulastra* Pfeiffer.

Dazu wohl von *Acanthinula* abzutrennen: *Spermodea* Westerlund, *Zoogenetes* Morse. Steenberg***) trennt *Patulastra* ab als Vertreter einer besonderen Fam. *Patulastridae.* Die übrigen *Valloniidae* teilt er wie folgt:

1. subfam. *Valloniinae.* *Vallonia* Risso, *Acanthinula* Beck, *Spermodea* Westerlund, *Zoogenetes* Morse.
2. subfam. *Pyramidula* Fitzinger.
3. subfam. *Spelaeodiscinae* (= *Aspasitinae*). *Spelaeodiscus*†) Brusina. (= *Aspasita* Westerlund).

10. Fam. ***Amastridae.*** *Leptachatina* Gould, *Carelia* H. u. A. Adams, *Pterodiscus* Pilsbry, *Planamastra* Pilsbry, *Armsia* Pilsbry, *Amastra* H. u. A. Adams, *Laminella* Pfeiffer.

11. Fam. ***Cochlicopidae.*** *Cochlicopa* Risso (= *Cionella* Jeffreys = *Zua* Leach), *Spelaeoconcha* Sturany, *Coelostele* Benson, *Azeca* Turton (nach Hesse [2355] mit subgen. *Azeca* s. str., *Hypnophila* Bourguignat, *Gomphroa* Westerlund).

12. Fam. ***Vertiginidae.*** Die von Thiele angeführten Gattungen verteilen sich nach Pilsbry (2664, Bd. 24—26), der die Fam. *Pupillidae* nennt, auf folgende Unterfamilien:

1. subfam. *Gastrocoptinae.* *Chaenaxis* Pilsbry u. Ferriss, *Gibbulina* Beck, *Gastrocopta* Wollaston (= *Bifidaria* Sterki) (mit subgen. *Albinula* Sterki, *Sinalbinula* Pilsbry, *Vertigopsis* [Cockerell] Sterki, *Australbinula* Pilsbry, *Privatula* Sterki, *Immersidens* Pilsbry u. Vanatta, *Gastrocopta* s. s.), *Hypselostoma* Benson, *Anauchen* Pilsbry, *Boysidia* Ancey (mit

*) Nach N. Hj. Odhner (Mollusca from Juan Fernandez and Easter Island. — The natural history of Juan Fernandez and Easter Island. ed. by C. Skottsberg, Vol. III, 1925) als besondere Familie *Auriculellidae* abzutrennen.

**) Nach Odhner (ibid.) vielleicht als Fam. *Pacificellidae* abzutrennen.

***) C. M. Steenberg, Études sur l'anatomie et la systématique des Maillots (Fam. *Pupillidae* s. lat.). — Vidensk. Meddelel. Dansk. Naturhist. Foren., LXXX, 1925.

†) Pilsbry und Thiele stellen die Gattung zu den *Vertiginidae.*

subgen. *Boysidia* s. s., *Benscnella* Pilsbry, *Paraboysidia* Pilsbry), *Gyliauchen* Pilsbry, *Aulocospira* Möllendorff (mit subgen. *Aulocospira* s. s., *Pseudostreptaxis* Möllendorff), *Systenostoma* Bavay u. Dautzenberg, *Bothriopupa* Pilsbry, *Fauxulus* Schaufuss (mit subgen. *Fauxulus* s. s., *Fauxulella* Pilsbry, *Tomigerella* Pfeiffer, *Anisoloma* Ancey), *Odontocyclas* Schlüter, *Sandahlia* Westerlund, *Abida* Leach (= *Torquilla* Studer), *Granopupa* O. Boettger (mit subgen. *Granopupa* s. s., *Rupestrella* Monterosato), *Chondrina* Reichenbach (= *Modicella* H. u. A. Adams) (mit subgen. *Chondrina* s. s., *Modicella* Adams, *Solatopupa* Pilsbry).

2. subfam. *Vertigininae*. *Vertigo* O. F. Müller (mit subgen. *Vertigo* s. str., *Vertilla* Moquin-Tandon, *Vertillaria* Pilsbry, *Augustula* Sterki), *Staurodon* Lowe, *Lyropupa* Pilsbry, *Ptychalaea* O. Boettger, *Nesopupa* Pilsbry, *Campolaemus* Pilsbry, *Costigo* O. Boettger, *Pronesopupa* Iredale, *Pupisoma* Stoliczka, *Cylindrovertilla* O. Boettger, *Sterkia* Pilsbry, *Truncatellina* Lowe (= *Isthmia* Gray), *Negulus* O. Boettger, *Columella* Westerlund (= *Sphyradium* Charpentier).
3. subfam. *Pupillinae*. *Pupoides* Pfeiffer, *Microstele* O. Boettger, *Pupilla* Leach (= *Pupa* Draparnaud), *Boysia* Pfeiffer.
4. subfam. *Pagodulininae*. *Pagodulina* Thiele (= *Pagodina* Clessin = *Pagodula* Hesse), *Spelaeodiscus* Brusina (= *Aspasita* Westerlund).
5. subfam. *Orculinae*. *Orcula* Held, *Lauria* Gray (mit subgen. *Lauria* s. str., *Leiostyla* Lowe), *Agardhia* Gude.
6. subfam. *Strobilopsinae*. *Strobilops* Pilsbry.*)

Eine 7. subfam. *Acanthinulinae* gehört nach Thiele zu den *Valloniidae*.**)

13. Fam. ***Enidae***. *Chondrula* Beck***), *Ileudiella* Annandale, *Ena* Leach (= *Buliminus* Beck) (mit subgen. *Ena* s. str., *Zebrina* Held, *Mastus* Beck, *Petraeus* Albers, *Petraeocerastus* Kobelt),

---

*) Nach Steenberg (s. Anm. S. 1231) als Vertreter einer Fam. *Strobilopsidae*.

**) Steenberg geht noch weiter und trennt einzelne Gruppen als Familien ab, wie folgt:

1. Fam. *Chondrinidae*. *Abida*, *Sandahlia*, *Chondrina*.
2. Fam. *Orculidae*. *Orcula*, *Orculella* Steenberg, *Pagodulina*.
3. Fam. *Pupillidae*.
   1. subfam. *Lauriinae*. *Lauria*.
   2. subfam. *Pupillinae*. *Pupilla*.
4. Fam. *Vertiginidae*.
   1. subfam. *Nesopupinae*. *Nesopupa*.
   2. subfam. *Vertigininae*. *Vertigo*.
   3. subfam. *Truncatellininae*. *Truncatellina*, *Columella*.

***) Geyer (s. Anm. S. 1229) setzt: *Jaminia* Risso mit subgen. *Jaminia* s. str. und *Chondrula* Beck.

*Pachnodus**) Albers, *Rhachidina* Thiele, *Rhachista* Connolly, *Limicena* Connolly, *Mabilliella* Ancey.

Lindholm**) fügt weiter hinzu:

Ena Leach (mit subgen. *Ena* s. str., *Caucasicola* Hesse, *Pseudonapaeus* Westerlund, *Turanena* Lindholm), *Buliminus* Beck, *Zebrina* Held (mit subgen. *Zebrina* s. str., *Subzebrinus* Westerlund), *Retowskia* O. Boettger, *Clausilioides* Lindholm, *Siraphorus* Lindholm, *Chondrus* Cuvier, *Sewertzowia* Kobelt, *Andronakia* Lindholm.

14. Fam. ***Clausiliidae.*** Die von Thiele angeführten Gattungen verteilen sich nach Ehrmann***), Boettger†), Lindholm††), Wagner†††) (2533), Kennard u. Woodward§) wie folgt:

1. subfam. *Cochlodininae* (= *Clausiliinae* olim). *Cochlodina* Férussac (= *Clausiliastra* Möllendorff = *Marpessa* Boettger), *Charpentiera* Stabile (= *Dilataria* Vest).
2. subfam. *Clausiliinae* (= *Baleinae*). *Clausilia* Draparnaud (mit subgen. *Clausilia* s. str., *Iphigenia* Gray [= *Pyrostoma* Vest]), *Alinda* H. u. A. Adams, *Neostyria* Wagner, *Laciniaria* Hartmann (mit subgen. *Laciniaria* s. str., *Pseudalinda* O. Boettger, *Euxinastra* O. Boettger, *Mentissa* O. Boettger, *Euxina* O. Boettger), *Balea* Gray, *Olympicola* Hesse, *Micropontica* O. Boettger.
3. subfam. *Fusulinae* (= *Metabaleinae* olim). *Oligoptychia* O. Boettger, *Acrotoma* O. Boettger, *Polinskia* Wagner, *Fusulus* Fitzinger, *Graciliaria* Bielz, *Idyla* H. u. A. Adams (mit subgen. *Idyla* s. str., *Scrobifera* O. Boettger), *Armenica* O. Boettger.
4. subfam. *Alopiinae*. *Alopia* H. u. A. Adams (mit subgen. *Alopia* s. str., *Herilla* H. u. A. Adams), *Medora* H. u. A. Adams (mit subgen. *Medora* s. str., *Agathylla* Adams, *Aibinaria* Vest, *Cristataria* Vest), *Delima* Hartmann (mit subgen. *Lampedusa* O. Boettger, *Siciliaria* Vest, *Carinigera* Möllendorff, *Delima* s. str.), *Macedonica* O. Boettger (= *Neoserbica* Wagner), *Triloba*

---

*) Nach Steenberg (s. Anm. S. 1231) als Vertreter einer Fam. *Pachnodidae* oder als subfam. *Pachnodinae* der Fam. *Enidae*.

**) W. A. Lindholm, Beitrag zur Systematik und Nomenklatur der Familie *Enidae*. — Arch. Moll.kd., LVII, 1925.

***) P. Ehrmann, Zur Systematik der Clausiliiden, besonders der ostasiatischen. — S. B. Naturforsch. Ges. Leipzig, XLIX—LII, 1927.

†) C. R. Boettger, Systematic and geographical notes on *Clausiliidae*. — Arch. Nat.-Gesch., XCI, 1926.

††) W. A. Lindholm, Revised list of the *Clausiliidae*. — Proc. Malac. Soc. London, XVI, 1924.

†††) A. Wagner, Die Familie der Clausiliiden. — Iconographie, N. F. XXI, 1913.

§) A. S. Kennard u. B. B. Woodward, Note on the nomenclature and systematic arrangement of the *Clausiliidae*. — Proc. Malac. Soc. London, XV, 1923.

Vest, *Papillifera* Vest (mit subgen. *Papillifera* s. str., *Isabellaria* Vest, *Leucostigma* Wagner), *Protoherilla* Wagner.

5. subfam. *Mentissoideinae*. *Mentissoidea* O. Boettger, *Boettgeria* (Heynemann) O. Boettger, *Macroptychia* O. Boettger.
6. subfam. *Garnieriinae*. *Garnieria* Bourguignat.
7. subfam. *Phaedusinae*. *Reinia* Kobelt, *Phaedusa* H. u. A. Adams (mit subgen. *Euphaedusa* O. Boettger, *Paraphaedusa* O. Boettger, *Phaedusa* s. str., *Stereophaedusa* O. Boettger), *Hemiphaedusa* O. Boettger (mit subgen. *Megalophaedusa* Boettger, *Hemiphaedusa* s. str., *Luchuphaedusa* Pilsbry, *Nesiophaedusa* Pilsbry, *Formosana* O. Boettger, *Cylindrophaedusa* O. Boettger, *Acrophaedusa* O. Boettger, *Rufospira* Möllendorff, *Fuchsiana* Gredler, *Liparophaedusa* Lindholm, *Dautzenbergiella* Lindholm, *Lindholmiella* Ehrmann, *Leptacme* Ehrmann), *Synprosphyma* Wagner, *Zaptyx* Pilsbry (mit subgen. *Zaptychopsis* Ehrmann, *Zaptyx* s. str., *Metazaptyx* Pilsbry, *Selenoptyx* Pilsbry, *Oligozaptyx* Pilsbry), *Pontophaedusa* Lindholm, *Serrulina* Mousson (mit subgen. *Serrulina* s. str., *Pravispira* Lindholm, *Filosa* O. Boettger, *Phygas* Wagner).
8. subfam. *Neniinae*. *Nenia* H. u. A. Adams (mit subgen. *Nenia* s. str., *Steatonenia* Pilsbry, *Neniops* Pilsbry, *Columbiana* Polinski, *Gracilinenia* Polinski, *Incania* Polinski, *Andinia* Polinski, *Neniatracta* Pilsbry, *Steereana* Jousseaume), *Laminifera* O. Boettger (mit subgen. *Laminifera* s. str., *Bofilliella* Ehrmann), *Indonenia* Ehrmann (mit subgen. *Indonenia* s. str. *Symptychia* Ehrmann), *Peruinia* Polinski.

7. Sippe. *Achatinacea.*

15. Fam. ***Ferussaciidae.*** *Ferussacia* Risso, *Cryptazeca* Folin u. Berillon, *Calaxis* Bourguignat, *Digoniaxis* Jousseaume, *Glessula* Martens, *Synapterpes* Pilsbry.

Dazu nach Hesse (2355) *Hohenwartia* Bourguignat, *Caecilioides* Férussac (= *Caecilianella* Bourguignat).

16. Fam. ***Subulinidae.*** *Subulina* Beck, *Homarus* Albers (mit subgen. *Homarus* s. str., *Subulona* Martens, *Oreohomarus* Pilsbry), *Pseudoglessula* O. Boettger (mit subgen. *Pseudoglessula* s. str., *Dictyoglessula* Pilsbry, *Ischnoglessula* Pilsbry, *Kempioconcha* Preston) *Leptinaria* Beck (mit subgen. *Pelatrinia* Pilsbry, *Leptopeas* Baker, *Lamellaxis* Strebel, *Leptinaria* s. str.) *Ochroderma* Ancey, *Curvella* Chaper, *Opeas* Albers, *Rumina* Risso (= *Stenogyra*), *Obeliscus* Beck, *Rhodea* H. u. A. Adams.

Dazu nach Pilsbry (2687) *Bocageia* Girard (mit subgen. *Bocageia* s. str., *Petricola* Dall, *Liobocageia* Pilsbry), *Ceras* Dupuis u.

Putzeys, *Nothapalus* Martens (= *Kenia* Preston), *Subuliniscus* Pilsbry, *Pseudopeas* Putzeys.

Dazu *Neosubulina* (Smith) Baker und nach Degner (2274) wohl auch *Xerocerastus* Möllendorff.

17. Fam. ***Coeliaxidae.*** *Cryptelasmus* Pilsbry, *Thomea* Girard, *Pyrgina* Greeff, *Coeliaxis* Adams u. Angas.

18. Fam. ***Achatinidae.*** *Callistopepla* Ancey, *Perideriopsis* Putzeys, *Pseudotrochus* H. u. A. Adams, *Atopocochlis* Crosse u. Fischer, *Limicolaria* Schumacher, *Burtoa* Bourguignat, *Achatina* Lamarck, *Cochlitoma* (Férrusac) Pilsbry, *Metachatina* Pilsbry, *Archachatina* (Albers) Pilsbry, *Columna* Perry, *Pseudoachatina* Albers.

Dazu *Limicolariopsis* d'Ailly.

8. Sippe. *Oleacinacea.*

19. Fam. ***Oleacinidae.*** *Pseudosubulina* Strebel (nach Baker mit subgen. *Rectaxis*), *Spiraxis* C. B. Adams, *Varicella* Pfeiffer, *Oleacina* Bolten (= *Glandina* Schumacher), *Streptostyla* Shuttleworth, *Poiretia* P. Fischer (= *Glandina* Schumacher), *Salasiella* Strebel, *Euglandina* Crosse u. Fischer, *Strebelia* Crosse u. Fischer.

20. Fam. ***Testacellidae.*** *Testacella* Cuvier.

9. Sippe. *Zonitacea.*

21. Fam. ***Endodontidae.*** *Punctum* Morse, *Laoma* Gray, *Paralaoma* Iredale, *Thysanota* Albers, *Philalanka* Godwin-Austen, *Glyptaulax* Gude, *Rhutvenia* Gude, *Flammulina* Martens, *Diglyptus* Pilsbry, *Libera* Garrett, *Endodonta* Albers, *Charopa* Albers, *Radiodiscus* Pilsbry u. Ferriss, *Trachycystis* Pilsbry (= *Pella* Albers), *Amphidoxa* Albers, *Patula* Held (= *Goniodiscus* Fitzinger = *Discus* Fitzinger)*), *Pararhytida* Ancey.

Dazu *Sculptaria* Pfeiffer, *Heliodiscus* Morse, *Rotadiscus* Pilsbry, *Nesophila* Pilsbry, *Cryptocharopa* Preston, *Norfolciconcha* Preston.

Suter**) trennt hiervon ab:

Fam. *Phenacohelicidae.* *Phacussa* Hutton, *Thalassohelix* Pilsbry, *Gerontia* Hutton, *Allodiscus* Pilsbry, *Thermia* Hutton, *Serpho* Hutton, *Therasia* Hutton, *Phenacohelix* Suter, *Suteria* Pilsbry, *Ranfurlya* Suter, *Flammulina* Martens.

Wenz trennt von *Goniodiscus* die Gattung *Pleurodiscus* Wenz ab und stellt die Fam. *Pleurodiscidae* auf.

*) Geyer (s. Anm. S. 1229) stellt: *Goniodiscus* Fitzinger = *Patula* Held, mit subgen.: *Goniodiscus* s. str. und *Discus* Fitzinger.

**) H. Suter, Manual of the New Zealand Mollusca. — Wellington 1913.

22. Fam. ***Thyrophorellidae.*** *Thyrophorella* Greeff.

23. Fam. ***Zonitidae.*** *Striatura* Morse, *Mesomphix* Rafinesque (= *Omphalina* Rafinesque), *Gastrodonta* Albers, *Lyrodiscus* Pilsbry, *Aegopina* Kobelt, *Zonites* Montfort (mit subgen. *Zonites* s. str., *Aegopis* Fitzinger, *Paraegopis* Hesse, *Aegophtalmus* Hesse), *Zonitoides* Lehmann (mit subgen. *Zonitoides* s. str., *Pseudohyalina* Morse), *Vitrea* Fitzinger (= *Crystallus* Lowe), *Oxychilus* Fitzinger (= *Hyalinia* Charpentier) (mit subgen. *Retinella* Shuttleworth, *Pseudopolita* Germain, *Hyalinia* s. str., *Morlina* Wagner).

Dazu: *Schistophallus* Wagner, *Janulus* Lowe, *Nesovitrea* Cooke, *Pristiloma* Ancey.

24. Fam. ***Systrophidae.*** *Happia* Bourguignat, *Systrophe* Pfeiffer, *Haplotrema* Ancey.

Vgl. hierzu die 50. Fam. *Streptaxidae* (S. 1243).

25. Fam. ***Vitrinidae.*** *Vitrinopsis* Semper, *Phenacolimax* Stabile, (nach Hesse, 2019, mit subgen. *Phenacolimax* s. str., *Semilimax* Stabile, *Oligolimax* P. Fischer, *Gallandia* Bourguignat), *Vitrina* Draparnaud (nach Pilsbry, 2687, mit subgen. *Calidivitrina* Pilsbry), *Insulivitrina* Hesse, *Vitrinopugio* Ihering (nach Hesse, 2019, mit subgen. *Vitrinopugio* s. str., *Targionia* Hesse), *Vitrinoidea* Semper.

26. Fam. ***Daudebardiidae.***

1. subfam. *Daudebardiinae.* *Daudebardia* Hartmann.

Dazu nach Wagner (2532): *Libania* Bourguignat, *Carpathica* Wagner, *Cibinia* Wagner.

2. subfam. *Trigonochlamydinae.* *Parmacellilla* Simroth*), *Phrixolestes* Simroth, *Trigonochlamys* O. Boettger, *Hyrcanolestes* Simroth, *Pseudomilax* O. Boettger, *Selenochlamys* O. Boettger, *Mabillea* Bourguignat.*)

Dazu: *Chrysalidomilax* Simroth.

3. subfam. *Vitrinoplutoniinae.* *Vitrinoplutonia* Collinge (= *Plutonia* Simroth).

27. Fam. ***Arionidae.***

1. subfam. *Binneyinae.* *Binneya* Cooper, *Hemphillia* Bland u. Binney.

2. subfam. *Ariolimacinae.* *Ariolimax* Mörch, *Aphallarion* Pilsbry u. Vanatta, *Hesperarion* Simroth, *Zacoleus* Pilsbry.

3. subfam. *Arioninae.* *Anadenus* Heynemann, *Anadenulus* Cockerell, *Prophysaon* Bland u. Binney, *Geomalacus* Allmann (nach Hesse*) mit subgen. *Geomalacus* s. str., *Arrudia* Pollonera), *Arion* Férussac.

*) Nach P. Hesse (Die Nacktschnecken der paläarktischen Region. Abhdlg. Arch. Moll. Kd., II, 1926) als subfam. *Parmacellillinae* abzutrennen.

Gen. *Arion* gliedert sich nach Hesse wie folgt:

1. subgen. *Arion* s. str., (mit sect. *Lochea*, *Mesarion*, *Carinarion*, *Kobeltia*, *Microarion*).
2. subgen. *Ariunculus* Lessona (mit sect. *Ariunculus* s. str., *Ichnusarion*).
3. subgen. *Letourneuxia* Bourguignat.

4. subfam. *Oopeltinae*. *Oopelta* Heynemann.

28. Fam. ***Philomycidae.****) *Philomycus* Férussac (nach Hoffmann [2358a] mit subgen. *Philomycus* s. str., *Meghimatium* Benson).

29. Fam. ***Limacidae.*** Die von Thiele angeführten Genera verteilen sich nach Hesse wie folgt:

1. subfam. *Limacinae*. *Limax* Linné (mit subgen. *Limax* s. str., *Malacolimax* Malm, *Vitrinoides* Simroth, *Caspilimax* Hesse), *Bielzia* Clessin, *Lehmannia* Heynemann (mit subgen. *Lehmannia* s. str., *Ambigolimax* Pollonera), *Gigantomilax* O. Boettger (mit subgen. *Gigantomilax* s. str., *Turcomilax* Simroth), *Monochroma* Simroth, *Agriolimax* Mörch, *Lytopelte* O. Boettger (mit subgen. *Lytopelte* s. str., *Liolytopelte* Simroth), *Megalopelte* Lindholm, *Mesolimax* Pollonera (mit subgen. *Mesolimax* s. str., *Toxolimax* Simroth), *Pseudarion* Germain, *Eumilax* O. Boettger (mit subgen. *Eumilax* s. str., *Paralimax* O. Boettger), *Metalimax* Simroth (mit subgen. *Metalimax* s. str., *Metalimacoides* Simroth).
2. subfam. *Parmacellinae*. *Amalia* Moquin-Tandon (= *Milax* Gray) (mit subgen. *Amalia* s. str., *Micromilax* Hesse, *Subamalia* Pollonera), *Aspidoporus* Fitzinger, *Boettgerilla* Simroth, *Parmacella* Cuvier (mit subgen. *Parmacella* s. str., *Proparmacella* Simroth).

10. Sippe. *Acavacea.*

30. Fam. ***Dorcasiidae.*** *Trigonephrus* Pilsbry, *Dorcasia* Gray.
31. Fam. ***Clavatoridae.*** *Clavator* Martens.
32. Fam. ***Acavidae.*** *Helicophanta* Férussac, *Ampelita* Beck, *Stylodon* Beck, *Acavus* Montfort.
33. Fam. ***Caryodidae.*** *Pedinogyra* Albers, *Anoglypta* Martens, *Caryodes* Albers, *Hedleyella* Iredale (= *Panda* Albers).
34. Fam. ***Strophocheilidae.*** *Strophocheilus* Spix (mit subgen. *Strophocheilus* s. str., *Borus* Albers).
35. Fam. ***Macrocyclidae.*** *Macrocyclis* Beck.

---

*) Nach Hoffmann (2358a) besser als subfam. *Philomycinae* zu der Familie *Arionidae*.

11. Sippe. *Bulimulacea.*

36. Fam. ***Bulimulidae.***
    1. subfam. *Bulimulinae.* *Auris* Spix (mit subgen. *Auris* s. str., *Eudolichotis*), *Plecochilus* Guilding (mit subgen. *Plecochilus* s. str., *Dryptus*, *Euryptus*), *Thaumastus* Albers, *Xenothauma* Fulton, *Bulimulus* Leach, *Neopetraeus* Martens, *Oxychona* Mörch, *Zaplagius* Pilsbry, *Drymaeus* Albers (mit subgen. *Leiostracus*), *Bothriembryon* Pilsbry, *Placostylus* Beck.
    2. subfam. *Odontostominae.* *Macrodontes* Swainson, *Anctus* Martens, *Odontostomus* Beck, *Hyperaulax* Pilsbry, *Tomigerus* Spix, *Anostoma* Fischer von Waldheim.
    3. subfam. *Orthalicinae.* *Oxystyla* Schlüter, *Porphyrobaphe* Shuttleworth, *Corona* Albers, *Tholus* Strebel, *Orthalicus* Beck, *Liguus* Montfort.
    4. subfam. *Amphibulininae.* *Simpulopsis* Beck, *Peltella* Webb u. Beneden, *Amphibulima* Lamarck, *Gaeotis* Shuttleworth.

    Dazu: *Aillya* Odhner.*)
37. Fam. ***Urocoptidae.***
    1. subfam. *Eucalodiinae.* *Archegocoptis* Pilsbry, *Eucalodium* Crosse u. Fischer, *Anisospira* Strebel, *Coelocentrum* Crosse u. Fischer, *Berendtia* Crosse u. Fischer, *Holospira* Martens, *Epirobia* Strebel, *Hendersoniella* Dall.
    2. subfam. *Microceraminae.* *Microceramus* Pilsbry u. Vanatta.
    3. subfam. *Urocoptinae.* *Spirostemma* Pilsbry u. Vanatta, *Anoma* Albers, *Macroceramus* Guilding, *Urocoptis* Beck, *Brachypodella* Beck, *Pineria* Poey.
38. Fam. ***Megaspiridae.*** *Callionepion* Pilsbry u. Vanatta, *Megaspira* Lea.
39. Fam. ***Cerionidae.*** *Cerion* Bolton.

12. Sippe. *Helicacea.*

40. Fam. ***Polygyridae.*** *Praticolella* Martens, *Polygyra* Say, *Polygyrella* Binney, *Polygyratia* Gray, *Triodopsis* Rafinesque.
41. Fam. ***Sagdidae.*** Nach Pilsbry**) ergibt sich folgende Einteilung:

    Zaphysema Pilsbry, *Sagda* Beck, *Proserpinula* Albers, *Odontosagda* Martens, *Volvidens* Henderson, *Xenodiscula* Pilsbry, *Hyalosagda* Albers, *Lacteoluna* Pilsbry, *Suavitas* Pilsbry, *Itzamna* Pilsbry, *Thysanophora* Strebel u. Pfeffer (mit subgen.

*) N. Hj. Odhner, *Aillya camerunensis* n. gen. n. sp. an african bulimuloid snail. — Ark. Zool., XIX, 1927.

**) H. A. Pilsbry, The land molluskes of the Republic of Panama and the Canal-Zone. — Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., LXXVIII, 1926.

Thysanophora s. str., *Setidiscus* Baker, *Lyroconus* Baker), *Microphysula* Cockerell, *Hojeda* Baker, *Microconus* Baker.

42. Fam. ***Pleurodontidae.*** *Pleurodonte* Fischer von Waldheim (mit subgen. *Labyrinthus*), *Solaropsis* Beck, *Pyrochilus* Pilsbry (= *Phania* Albers), *Camaena* Albers, *Obba* Beck, *Planispira* Beck, *Chloritis* Beck, *Thersites* Pfeiffer, *Xanthomelon* Martens, *Papuina* Martens, *Draparnaudia* Montrouzier, *Amphidromus* Albers.

Dazu: *Austrochloritis* Pilsbry, *Albersia* Adams, *Hadra* Albers.

43. Fam. ***Corillidae.*** *Corilla* H. u. A. Adams, *Plectopylis* Benson.

44. Fam. ***Eulotidae.***

1. subfam. *Buliminopsinae.* *Ganesella* Blanford, *Buliminopsis* Heude.
2. subfam. *Eulotinae.* *Eulota* Hartmann (mit subgen. *Euhadra*, *Acusta*, *Aegista*, *Plectotropis*, *Trishoplita*, *Karaftohelix*, *Eulotella*, *Dolicheulota* u. a.), *Halolimnohelix* Germain, *Chalepotaxis* Ancey.
3. subfam. *Helicostylinae.* *Chloraea* Albers, *Helicostyla* Férussac.
4. subfam. *Lysinoëinae.* *Lysinoë* H. u. A. Adams, *Humboldiana* Ihering, *Tryonigens* Pilsbry, *Leptarionta* Crosse u. Fischer (= *Oxychona* Mörch pt.).
5. subfam. *Cepolinae.* *Cepolis* Montfort (mit subgen. *Cepolis* s. str., *Plagioptychia* Pfeiffer), *Polymita* Beck, *Averellia* Pilsbry (= *Trichodiscina*).
6. subfam. *Epiphragmophorinae.* *Glyptostoma* Bland u. Binney, *Ashmunella* Pilsbry u. Cockerell, *Sonorella* Pilsbry, *Oreohelix* Pilsbry, *Epiphragmophora* Döring (mit subgen. *Epiphragmophora* s. str., *Helminthoglypta* Pilsbry).

Unsicherer Stellung: *Xanthonyx* Crosse u. Fischer, *Metostracon* Pilsbry, *Cryptostracon* Binney.

45. Fam. ***Helicidae.*** Die von Thiele angeführten Gattungen verteilen sich nach Hesse (2018, 2695)*) und Boettger u. Wenz**) wie folgt auf verschiedene Unterfamilien:

1. subfam. *Helicellinae.* *Helicella* Férussac (= *Xerophila* Held) (mit subgen. *Candidula* Kobelt, *Cernuella* Schlüter, *Xerocrassa* Monterosato, *Xeroptycha* Monterosato, *Trochoidea* Brown, *Xeroplexa* Monterosato, *Xeromagna* Monterosato, *Jacosta* Gray, *Xerocincta* Monterosato, *Helicella* s. str., *Xerotricha* Monterosato, *Helicopsis* Fitzinger [= *Martha* Wagner],

*) Auch P. Hesse, Beiträge zur genaueren Kenntnis der Subfamilie *Helicellinae*. — Arch. Moll.kd., LVIII, 1926.

**) C. R. Boettger u. W. Wenz, Zur Systematik der zu den Helicidensubfamilien *Campylaeinae* und *Helicinae* gehörigen tertiären Landschnecken. — Arch. Moll.kd., LIII, 1921.

Xeroleuca Kobelt, *Xeropicta* Monterosato, *Heldia* Hesse), *Cochlicella* (Férussac) Risso; *Leucochroa* Beck, *Monilearia* Mousson.

2. subfam. *Geomitrinae*. *Geomitra**) Swainson (= *Ochthephila* Beck), *Plebecula* Lowe.
3. subfam. *Fructicicolinae*. *Fructicicola* Held (= *Trichia* Hartmann) (mit subgen. *Fructicicola* s. str., *Xerocampylaea* Kobelt, *Ponentina* Hesse), *Semifruticicola* Wagner, *Hygromia* Risso, *Monacha* Fitzinger (mit subgen. *Monacha* s. str., *Perforatella* Schlüter), *Fruticocampylaea* Kobelt, *Pyrenaearia* Hesse, *Euomphalia* Westerlund, *Circassina* Hesse, *Metafruticicola* Ihering (mit subgen. *Metafruticicola* s. str., *Caucasocressa* Hesse), *Ciliella* Mousson, *Theba* Risso (mit subgen. *Theba* s. str., *Metatheba* Hesse, *Ashfordia* Taylor), *Chilanodon* Westerlund.
4. subfam. *Helicodontinae*. *Helicodonta* Férussac (= *Trigonostoma* Fitzinger = *Gonostoma* Held), *Drepanostoma* Porro, *Soosia* Hesse, *Trissexodon* Pilsbry, *Caracollina* Beck, *Oestophora* Hesse, *Mastigophallus* Hesse, *Canariella* Hesse.
5. subfam. *Campylaeïnae*. *Elona* H. u. A. Adams, *Campylaea* Beck (mit subgen. *Dinarica* Kobelt, *Cattania* Brusina, *Liburnica* Kobelt, *Campylaea* s. str.), *Helicigona* (Férussac) Risso (mit subgen. *Arianta* Leach, *Helicigona* Férussac [= *Chilotrema* Fitzinger], *Drobacia* Brusina, *Campylaeopsis* Sturany u. Wagner, *Thiessea* Kobelt, *Chilostoma* Fitzinger), *Cylindrus* Fitzinger, *Vidovicia* Brusina, *Isognomostoma* Fitzinger.
6. subfam. *Murellinae*. *Murella* Pfeiffer, *Opica* Kobelt, *Marmorana* Hartmann, *Tyrrheniberus* Kobelt u. Hesse.
7. subfam. *Helicinae*. *Euparypha* Hartmann, *Massylaea* Westerlund, *Atlasica* Pallary, *Iberellus* Hesse, *Allognathus* Pilsbry, *Iberus* Montfort, *Rossmaessleria* Hesse, *Eobania* Hesse, *Otala* Schumacher (= *Archhelix* Albers) (mit subgen. *Otala* s. str., *Tingitana* Pallary, *Dupotetia* Kobelt), *Pseudotachea* O. Boettger, *Cepaea* Held (= *Tachea* Leach), *Macularia* Albers, *Maurohelix* Hesse, *Tacheocampylaea* Pfeiffer, *Codringtonia* Kobelt, *Isaurica* Kobelt, *Levantina* Kobelt (mit subgen. *Levantina* s. str., *Assyriella* Hesse, *Gyrostomella* Hesse), *Tacheopsis* C. Boettger, *Caucasotachea* C. Boettger (mit subgen. *Lindholmia* Hesse), *Helix* Linné (mit subgen. *Cantareus* Risso, *Tyrrhenaria* Hesse, *Hessea* C. Boettger, *Cryptomphalus* Moquin-Tandon, *Maltzanella* Hesse, *Pseudofigulina* Hesse, *Helicogena* Férussac, *Helix* s. str.), *Eremina* Pfeiffer, *Hemicycla* Swainson.
8. subfam. *Leptaxinae*. *Leptaxis* Lowe.

*) Nach Watson (2672) in die Nähe von *Helicella*, *Theba*, *Hygromia* zu stellen.

13. Sippe. *Ariophantacea.*

46. Fam. ***Ariophantidae.*** Ein Teil der von Thiele angeführten Gattungen verteilt sich nach Godwin-Austen (2688), Blanford u. Godwin-Austen*) und Pilsbry (2687) u. a. wie folgt:

1. subfam. *Ariophantinae.* *Ariophanta* Desmoulins, *Indrella* Godwin-Austen, *Ravana* Godwin-Austen, *Euplecta* Semper, *Ratnadvipia* Godwin-Austen.

Dazu wohl: *Rhysota* Albers, *Trochomorpha* Albers, *Hemiplecta* Albers, *Xesta* Albers, *Erepta* Albers.

2. subfam. *Macrochlamyinae.* *Macrochlamys* Benson, *Parvatella* Godwin-Austen, *Euaustenia* Cockerell, *Syama* Godwin-Austen, *Khasiella* Godwin-Austen, *Oxytes* Pfeiffer, *Bensonia* Pfeiffer, *Dalingia* Godwin-Austen.

Dazu wohl: *Microcystina* Mörch, *Taphrospira* Benson, *Trochonanina* Mousson, *Hamya* Bourguignat.

3. subfam. *Helicarioninae.* *Helicarion* Férussac (mit subgen. *Granularion* Germain, *Entagaricus* Pilsbry, *Angustivestis* Pilsbry), *Cryptaustenia* Cockerell, *Eurychlamys* Godwin-Austen, *Austenia* Nevill, *Girasia* Gray, *Cryptogirasia* Cockerell, *Mariaella* Gray (= *Tennentia* Humbert) *Pseudaustenia* Cockerell, *Cryptosoma* Theobald, *Gymnarion* Pilsbry, *Mesafricarion* Pilsbry (mit subgen. *Belonarion* Pilsbry), *Africarion* Godwin-Austen.

Dazu wohl: *Parmarion* P. Fischer, *Microparmarion* Simroth, *Collingea* Simroth, *Parmacochlea* Smith, *Damyantia* Issel, *Wiegmannia* Collinge, *Isselentia* Collinge, *Thapsia* Albers.

4. subfam. *Durgellinae.* *Durgella* Blanford, *Ibycus* Heynemann, *Satiella* Godwin-Austen.

Dazu wohl: *Myotesta* Collinge (= *Ostracolethe* Simroth).

5. subfam. *Sophininae.* *Sophina* Benson.

6. subfam. *Ledoulxiinae.* *Ledoulxia* Bourguignat (= *Martensia* Semper), *Trochozonites* Pfeffer (mit subgen. *Trochozonites* s. str., *Zonitrochus* Pilsbry, *Teleozonites* Pilsbry).

7. subfam. *Sitalinae.* *Kaliella* Blanford, *Sitala* H. Adams.

Dazu wohl: *Guppya* Mörch und *Euconulus* Reinhard.

8. subfam. *Peltatinae.* *Peltatus* Godwin-Austen, *Kerkophorus* Godwin-Austen, *Microkerkus* Godwin-Austen, *Andrarion* Godwin-Austen.

---

*) W. T. Blanford u. H. H. Godwin-Austen, The fauna of British India, Mollusca, *Testacellidae* and *Zonitidae.* — London 1908.

Dazu Gattungen unsicherer Zugehörigkeit:

Koratia Godwin-Austen, *Moaria* Chaper, *Bloyetia* Bourguignat, *Thomeonanina* Germain, *Sakiella* Godwin-Austen, *Holkeion* Godwin-Austen, *Sesara* Albers, *Rahula* Godwin-Austen, *Sarama* Godwin-Austen, *Sarika* Godwin-Austen, *Haughtonia* Godwin-Austen, *Staffordia* Godwin-Austen, *Dyakia* Godwin-Austen.

Dazu nach Preston*):

Gudeella Preston, *Elgonella* Preston, *Burungaella* Preston, *Blayneyella* Preston, *Larogiella* Preston, *Nakuruella* Preston, *Mikenoella* Preston, *Urguessella* Preston, *Percivalia* Preston, *Falloonella* Preston, *Diepenheimia* Preston, *Wilhelminaea* Preston, *Allenoconcha* Preston, *Greenwoodoconcha* Preston, *Roybellia* Preston, *Quintalia* Preston, *Mathewsoconcha* Preston, *Belloconcha* Preston, *Iredaleoconcha* Preston, *Pittoconcha* Preston, *Macgillivrayella* Preston, *Johannesoconcha* Preston, *Irenella***) Gude, *Liardetia***) Gude, *Propebloyetia****) Germain, *Bathia* Robson, *Methvenia* Robson.

47. Fam. ***Urocyclidae.*** *Leptichnus* Simroth, *Aspidelus* Morelet, *Atoxon* Simroth, *Dendrolimax* Heynemann, *Buettnerella* *Bukobia* Simroth, *Urocyclus* Gray (mit subgen. *Spirotoxon* Simroth, *Mesocyclus* Pollonera, *Urocyclus* s. str.), *Trichotoxon* Simroth (mit subgen. *Trichotoxon* s. str., *Polytoxon* Simroth.

Dazu: *Phaneroporus* Simroth, *Microcyclus* Simroth, *Varania* Simroth, *Kirkia* Pollonera.

14. Sippe. *Paryphantacea.*

48. Fam. ***Paryphantidae.*** *Natalina* Pilsbry, *Rhytida* Albers (mit subgen. *Macrocycloides* Martens, *Afrorhytida* Möllendorff, *Phychorhytida* Möllendorff, *Ougapia* Crosse, *Micromphalia* Ancey, *Rhytida* s. str.), *Paryphanta* Albers, *Schizoglossa* Hedley, *Delos* Hutton, *Diplomphalus* Crosse u. Fischer.

49. Fam. ***Aperidae.*** *Apera* Heynemann.

---

*) H. B. Preston, Diagnoses of new genera and species of *Zonitidae* from Equatorial Africa. — Proc. Zool. Soc. 1914.

H. B. Preston, Characters of new genera and species of terrestrial Mollusca from Norfolk Island. — Ann. Mag. Nat. Hist. (8) XII, 1913.

H. B. Preston, Mollusca of Dutsch East Indian Island Beilan. — Ann. Mag. Nat. Hist. (8) XII, 1913.

**) G. Gude, The helicoid land shells of the Fiji Islands. — Proc. Malac. Soc. London, X, 1913.

***) L. Germain, Contributions à la Faune malacologique de Madagaskar. — Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 1914.

15. Sippe. *Streptaxacea.*

50. Fam. ***Streptaxidae.*** *Artemon**) Beck, *Martinella* Jousseaume, *Streptaxis**) Gray, *Priodiscus* Martens, *Imperturbatia* Martens, *Tonkinia* Mabille, *Tayloria* Bourguignat, *Gonaxis* Taylor, *Odontartemon* Pfeiffer, *Haploptychius* Möllendorff, *Edentulina* Pfeiffer, *Gibbus* Montfort, *Gulella* Pfeiffer (mit subgen. *Gulella* s. str., *Primigulella*, *Pliciguleila*, *Paucidentina*, *Pupigulella*, *Silvigulella*, *Costigulella*, *Tortigulella*, *Conigulella*, *Avakubia*), *Ptychotrema* Mörch (mit subgen. *Ptychotrema* s. str., *Ennea* Adams, *Parennea* Pilsbry), *Streptostele* Dohrn (mit subgen. *Streptostele* s. str., *Raffraya* Bourguignat, *Tomostele* Ancey, *Graphistele* Pilsbry).

Dazu: *Ischnostele* Boettger u. Haas, *Varicostele* Pilsbry, *Scolodonta***) Döring (mit subgen. *Punctodiscops* Baker, *Systrophiella* Baker, *Scolodonta* s. str.), *Rectartemon* Baker, *Austroselenites****) Kobelt (= *Zophos* Gude = *Mörchia* Albers-Martens = *Selenites* Fischer = *Baudonia* Binney), *Drepanostomella****) Bourguignat, *Tamayoa****) Baker, *Miradiscops****) Baker, *Ridleya* Ancey, *Entodina* Ancey, *Guestieria* Crosse.

---

*) Nach Baker ist *Artemon* synonym mit *Streptaxis*.

**) Nach Thiele als subgen. zu *Artemon*, nach Baker aber zu trennen.

***) Baker konnte das Fehlen eines Kiefers nicht mit Sicherheit feststellen. Sollte er vorhanden sein, müßten die Genera wohl eher den *Systrophiiden* angereiht werden (s. S. 1236). Er selbst tut dies zwar, aber in anderem Sinne, denn er zieht die Systrophiiden überhaupt zu den Streptaxiden im weiteren Sinne und trennt diese in drei Familien wie folgt:

1. Fam. *Scolodontidae*: *Austroselenites*, *Zophos*, *Martinella*, *Happia*, *Drepanostomella*, *Miradiscops*, *Tamayoa*, *Guestieria*.
2. Fam. *Streptaxidae*: *Ridleya*, *Systrophia*, *Entodina*, *Rectartemon*, *Odontartemon*, *Streptaxis*.
3. Fam. *Haplotrematidae*: *Haplotrema*.

II. Verbreitung.

A. Verbreitung im Raume.

1. Horizontale Verbreitung.

Nehmen wir die Pulmonaten in ihrer Gesamtheit, so sind sie über die ganze Erde verbreitet. Es bedarf keiner näheren Begründung, daß Gegenden, die für höhere Organismen keine Lebensbedingungen bieten, auch ohne Schnecken (Arktis, Sahara usw.) sind, trotzdem wir Formen kennen, die relativ sehr weit nord- oder südwärts vorgedrungen sind, bzw. die sich auffallend weit in Wüstengebiete hineinziehen. Es ist nun selbstverständlich, daß nicht überall alle Arten angetroffen werden. Zwar gibt es eine Reihe Formen, die als Kosmopoliten gelten können, aber viele andere sind auf ein engeres oder weiteres Gebiet beschränkt. Das gilt nicht nur für die Arten und Gattungen, sondern auch für Familien. Da leuchtet es ein, daß man auf Grund solcher Verbreitungsverhältnisse versucht hat, die Erde in geographische Zonen einzuteilen. Daß man mit Einteilungen, wie sie zumal von früheren Zoogeographen (Sclater, Blyth, Reichenow u. a.) auf Grund der Verbreitung von Säugetieren oder Vögeln aufgestellt worden waren, bei ähnlichen Betrachtungen mit Mollusken nicht weiterkam, sah man bald ein. Es ist auch heute nicht möglich und wird es wohl nie sein, eine für alle Organismen gleichmäßig zutreffende Einteilung zu finden, und so hat man eben für die Landmollusken besondere Einteilungen geschaffen. Obgleich hierbei die Land-Prosobranchier ebenso wie die Süßwasser-Prosobranchier und Lamellibranchier hinzugezogen werden mußten, wollen wir doch bei den folgenden Betrachtungen uns nur auf die Pulmonaten beschränken. Keferstein stellt in seiner früheren Bearbeitung des Bronn 34 Regionen auf, wie folgt:

1. Paläarktische,
2. Madeira,
3. Canarische,
4. Azorische,
5. Japanische,
6. Afrikanische,
7. Cap,
8. St. Helena,
9. Madagaskar,
10. Maskarenische,
11. Indische,
12. Ceylon,
13. Chinesische,
14. Javanische,
15. Molukken,
16. Philippinen,
17. Papua,
18. Westaustralische,
19. Ostaustralische,
20. Neuseeländische,
21. Polynesische,
22. Sandwich,

23. Nordamerikanische,
24. Californische,
25. Mexikanische,
26. Westindische,
27. Caraïbische,
28. Columbische,
29. Peruanische,
30. Galapagos,
31. Chilenische,
32. Juan Fernandez,
33. Brasilianische,
34. Argentinische.

Ohne Zweifel geht Keferstein hier zu geographisch vor. Manche ler als besondere Provinzen angeführten Gebiete gehören mit anderen nger zusammen und können nur als Unterregionen getrennt werden, ndere wieder sind zu groß gefaßt. Hier trifft Fischer's Einteilung Manual de Conchyliologie) in vielen das Richtigere. Er stellt 7 Zonen uf, jede mit mehreren Unterregionen, und zwar:

Zone	Region
Paläarktische	1. nordische, 2. zirkummediterrane, 3. zentralasiatische, 4. chinesische, 5. japanische, 6. atlantische.
äläotropisch-ikanische	7. zentralafrikanische, 8. westafrikanische, 9. südafrikanische, 10. madagassische, 11. afro-arabische.
äläotropisch-ntalische	12. indische, 13. indo-chinesische, 14. indo-malaiische, 15. philippinische.
Australische	16. austral-malaiische, 17. australische, 18. austral-polynesische, 19. polynesische, 20. neuseeländische.
Neantarktische	21. patagonische, 22. chilenische.
Neotropische	23. peruanische, 24. columbische, 25. brasilianische, 26. mexikanische, 27. caraïbische.
Nearktische	28. amerikanische, 29. californische, 30. canadische.

Cooke (1925) kann die besondere Stellung der chilenisch-patagonischen Molluskenfauna als Neantarktische Zone nicht anerkennen. So bildet er nur 6 Regionen, jede mit weniger Unterregionen als bei Fischer:

Region	Subregion
Paläarktische	nordische, mediterrane, zentralasiatische.
Orientalische	indo-malaiische, chinesische.
Australasiatische	papuanische, australische, polynesische.

Zone	Subregion
Äthiopische	zentralafrikanische, südafrikanische, madagassische.
Nearktische	amerikanische, californische,
Neotropische	westindische, zentralamerikanische, columbische, brasilianische, chilenische.

Jede der Unterregionen wird in mehrere Provinzen geteilt. Dieser Vereinfachung gegenüber betont andererseits Kobelt (1486) eine weitgehendere Aufteilung, die auch vielfach die Fischersche noch übertrifft. Nach ihm lassen sich etwa folgende selbständige Regionen aufstellen.

1. holarktisch,
2. makaronesisch,
3. zentralasiatisch,
4. südindisch,
5. hinterindisch,
6. südjapanisch,
7. afrikanisch,
8. madagassisch,
9. Sokotra,
10. sundanesisch,
11. papuanisch-melanesisch,
12. philippinisch,
13. mikronesisch,
14. hawaiisch,
15. südaustralisch-tasmanisch,
16. neuseeländisch,
17. mexikanisch,
18. atlantisch (östlicher Teil der Vereinigten Staaten),
19. pazifisch (westlicher Teil der Vereinigten Staaten),
20. zentralamerikanisch,
21. guianisch,
22. columbisch,
23. südbrasilianisch,
24. peruanisch,
25. chilenisch,
26. argentinisch-patagonisch,
27. westindisch.

Die Verschiedenheiten bei der Aufstellung von Regionen, Unterregionen und Provinzen, vor allem aber auch die oft nicht unbeträchtlichen Verschiedenheiten in der Begrenzung der einzelnen Gebiete zeigt schon, wie unsicher hier unsere Kenntnisse sind. Nun ist zwar seit Kobelt's Einteilung, die am Ausgang des vorigen Jahrhunderts aufgestellt wurde, keine ähnlich umfassende Arbeit erschienen. Sind nun unsere Kenntnisse heute so viel eingehender, daß man jetzt eine sicherere Aufstellung vornehmen könnte? Ich möchte es verneinen. Zwar sind unsere Kenntnisse für viele Gruppen wesentlich vertieft worden, aber eben diese Untersuchungen haben früher Zusammengehöriges auseinandergerissen oder einst Getrenntes nahe zusammengebracht. Und was soll man als Einteilungsgrund gelten lassen? Nur die Familien oder nur die Gattungen? Wenn man schon überhaupt eine Einteilung machen will, so scheint mir die von Fischer-Cooke noch am zutreffendsten, d. h. die 6 Regionen paläarktische, orientalische, äthiopische, australische, neotropische und nearktische. Als Unterregionen haben am meisten Berechtigung die drei der paläarktischen Region, die nordische, mediterrane und zentralasiatische. Über eine Unterteilung der orientalischen Region ließe sich schon streiten, vielleicht stellt man nur einige Provinzen auf, etwa vorder-, hinterindisch und malaiisch. Fast noch unsicherer ist eine Gliederung der australischen Region. Neuseeland steht in vielem ziemlich isoliert, während Polynesien sich mehr Australien anschließt; man könnte vielleicht aufstellen: papuanische, australisch-polynesische und neuseeländische Unterregion oder Provinz. In der äthiopischen Region

hat die madagassische Unterregion sicher viel Berechtigung. Ob man aber Südafrika als gleichwertige Unterregion ansehen kann, ließe sich bestreiten. Immerhin gestattet doch vielleicht unter anderen z. B. das Auftreten der Acaviden oder Aperiden, die sonst dem Kontinent fremd sind, eine schärfere Abtrennung. Schwieriger liegen dann wieder die Verhältnisse in der neotropischen Region. Mir scheint eine Dreiteilung: südamerikanisch, westindisch, mexikanisch durchaus zu genügen, höchstens innerhalb der südamerikanischen Subregion eine mehr nördliche und eine mehr südliche Provinz; etwa brasilianisch-columbisch und chilenisch-patagonisch. In der nearktischen Region haben die beiden Unterregionen, die amerikanische und die kalifornische, viel Berechtigung und könnten wohl bestehen bleiben. Es bedarf die Frage der regionalen Gliederung der Erdoberfläche im Hinblick auf die Pulmonaten oder Landschnecken allgemein einer neuen, durchgreifenden Bearbeitung auf Grund der neueren, anatomisch-systematischen Erkenntnisse.

Wenden wir uns dann der Verbreitung im einzelnen zu, wobei wir die Regionen ganz außerhalb der Betrachtung lassen wollen, so mag entsprechend der oben gegebenen, systematischen Reihenfolge für die einzelnen Gruppen jeweils das Wohngebiet kurz angegeben werden. Dabei finden sich allerdings häufig nicht unerhebliche Schwierigkeiten, die eben in der heute durchaus noch nicht fest begründeten Systematik beruhen. Viele Gattungen sind zum Teil ganz anderen Familien zugeteilt worden. Ältere Familien sind aufgespalten, ebenso Gattungen usw. Bei älteren faunistischen Zusammenstellungen nun ist es ohne umfassende Spezialuntersuchung oft kaum möglich, sicher zu entscheiden, ob die Bestimmungen richtig sind, bzw. ob man analoge Aufteilungen älterer Gruppen vornehmen darf. So wird es verständlich, daß es mitunter schwer ist, daß Verbreitungsgebiet einer Gruppe einigermaßen richtig anzugeben. Ebenso muß auf Vollständigkeit verzichtet werden. Verstreut liegende Fundorte habe ich oft zu einem gemeinsamen Besiedlungsgebiet zusammengeschlossen, ohne damit stets Anspruch auf Richtigkeit erheben zu wollen. Um hier etwas Vollständiges bringen zu können, wäre eine jahrelange, intensive Vorarbeit notwendig, die ein einzelner heute kaum noch allein bewältigen könnte. Auf Angaben spezieller Fundorte mußte natürlich verzichtet werden; es konnten lediglich die Gebiete allgemein, Länder, Landstriche oder Kontinente, angeführt werden.

Basommatophora.

1. Fam. ***Ellobiidae.*** Universell.
   1. Unterfam. *Carychiinae.* Universell.
      1. Gattung. *Carychium* Müll., über die ganze Erde verbreitet.
      2. Gattung. *Zospeum* Bgt., in Höhlen von Krain und Kärnten. (Fig. 546 +).

2. Unterfam. *Melampodinae*, an den Küsten aller warmen Meere. Die Gattung *Tralia* Gray aber nur im Antillengebiet und Neuseeland.
3. Unterfam. *Pedipedinae*, an den Küsten aller warmen Meere, besonders des Indischen und Pazifischen Ozeans. Die Gattung *Pedipes* Adans. auch an den Atlantischen Inseln (Madeira, Kanaren, Azoren); die Gattung *Marinula* Gray fast nur am Pazifischen Ozean.
4. Unterfam. *Pythiinae*.
   1. Gattung. *Pythia* Bolt. (= *Scarabus*), an den Küsten des Indischen und Pazifischen Ozeans.
   2. Gattung. *Blauneria* Shttlw. Antillen und Inseln des Pazifischen Ozeans.
   3. Gattung. *Alexia* Leach, mehr holarktisch (Europa inkl. Deutschland, Amerika), aber auch Südafrika (Port Elisabeth)(?)
5. Unterfam. *Cassidulinae*, Inseln des Indischen und Pazifischen Ozeans, die Gattung *Cassidula* Fér. auch an der amerikanischen Küste.
6. Unterfam. *Ellobiinae*.
   1. Gattung. *Ellobium* Bolt. (= *Auricula*), Küsten des Indischen und Pazifischen Ozeans; das Maximum an den Philippinen.
   2. Gattung. *Leuconia* Gray. Europäische Meere, Antillen, aber auch Austral-Asien und Neuseeland.

2. Fam. ***Otinidae*** mit *Otina* Gray. Europäische Meere, Küsten von England bis Sizilien.
3. Fam. ***Amphibolidae.*** Neuseeland, Polynesien, Australien, Indischer Ozean.
4. Fam. ***Gadiniidae.*** Mittelmeer, Kanaren, Westafrika, Mauritius, Australien, Westamerika.
5. Fam. ***Siphonariidae,*** besonders die Küsten des Indischen und vor allem Pazifischen Ozeans, vornehmlich in den wärmeren Meeren, doch auch Kerguelen, Maghellanstraße, Aleuten. Eine Art (*Siphonaria algesirae*) im Mittelmeer.
6. Fam. ***Chilinidae.*** Südamerika (Chile).
7. Fam. ***Latiidae.*** Neuseeland.
8. Fam. ***Physidae.*** Universelle Verbreitung (*Physa* Drap.); *Aplexa* Flem. dagegen mehr auf die Nordkontinente beschränkt.
9. Fam. ***Lymnaeidae.*** *Lymnaea* Lam., mit universeller Verbreitung; *Amphipeplea* Nilss. in Europa, Südasien, Sundainseln, Neu-Guinea, Australien.
10. Fam. ***Planorbidae.*** Universell.
    1. Gattung. *Isidora* Ehrbg. Afrika, Indo-malaiischer Archipel, Australien, Neuseeland, Tasmanien, Polynesien, Antillen, Zirkummediterrangebiet.

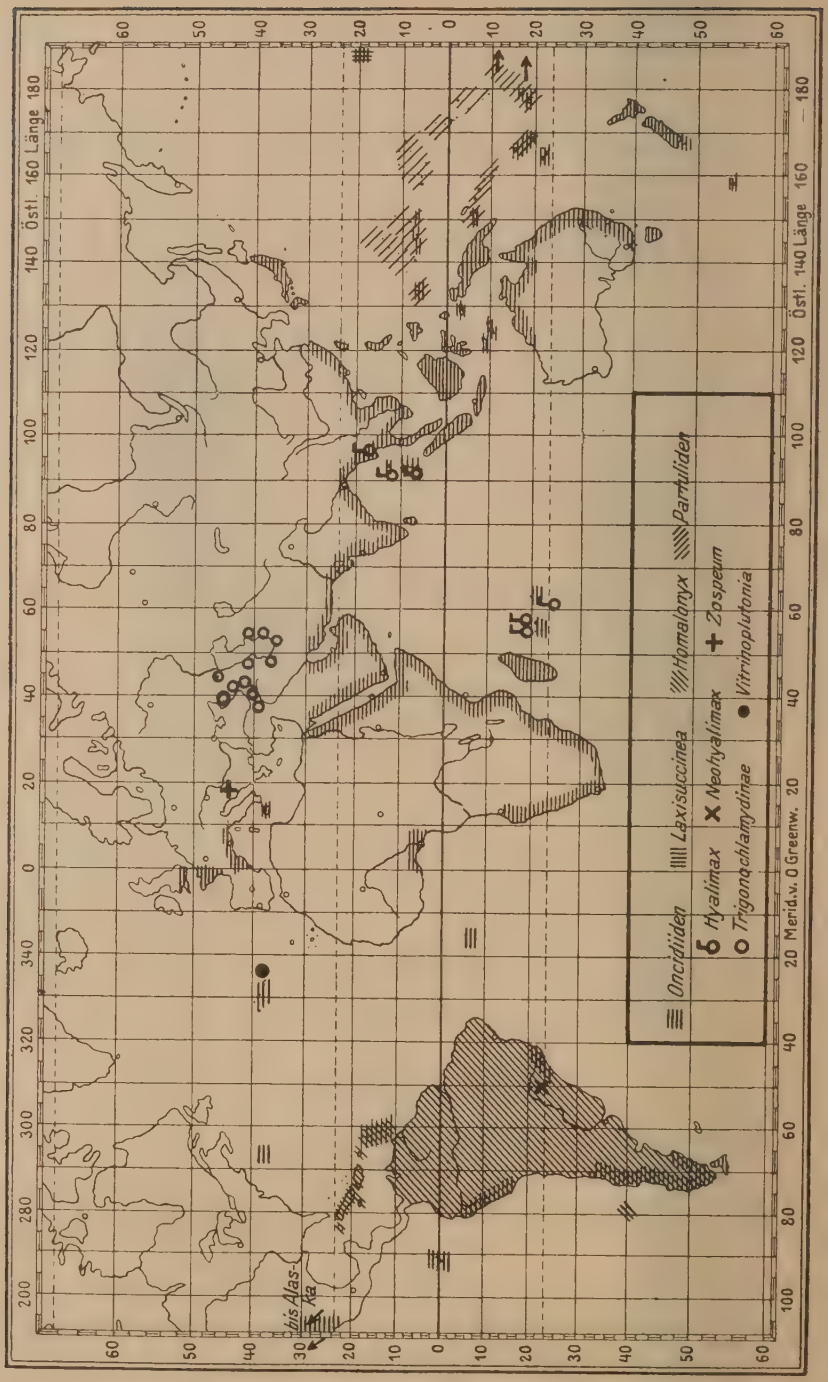
2. Gattung. *Miratesta* Saras. Celebes.
3. Gattung. *Planorbis* Müll. Universell. Nach Germain (2008) verteilen sich die Untergattungen wie folgt:
   Planorbis Müll. Paläarktis, Asien, Afrika, Madagaskar.
   Planorbina Hldm. Antillen, Südamerika, Vereinigte Staaten.
   Pierosoma Dall. Nord- und Zentralamerika, Antillen, Bolivien, Peru, Argentinien.
   Taphirus Adams. Zentral- und Südamerika.
   Helisoma Swains. Nordamerika.
   Planorbella Hldm. „
   Tropidiscus Stein. Paläarktis, tropisches Afrika.
   Diplodiscus Wstld. Paläarktis, Zentral- und Südamerika, Antillen, Ceylon.
   Paraspira Dall. Paläarktis.
   Tropicorbis Brown u. Pils. Porto Rico, Mexiko, Antillen.
   Bathyomphalus Agass. Europa.
   Gyraulus Agass. Universell.
   Torquis Dall. Nordamerika, Antillen.
   Armiger Hartm. Paläarktis.
   Hippeutis Agass. „
4. Gattung. *Segmentina* Flem. Asien, Europa, Afrika.
5. Gattung. *Neoplanorbis* Pils. Amerika.
6. Gattung. *Carinifex* Binney. Kalifornien, Utah.
7. Gattung, *Choanomphalus* Gerstf. Baikalsee, (?) Japan.
8. Gattung. *Pompholyx* Lea. Kalifornien.
9. u. 10. Gattung. *Indoplanorbis* Annand. u. Prash. und *Camptoceras* Bens. Indien.

11. Fam. ***Ancylidae.*** Universell. Beschränkte Verbreitung haben *Uncancylus* Pils. (Costa Rica), *Hebetancylus* Pils. (Brasilien), *Anisancylus* Pils. (Uruguay), *Ferrissia* Walk. (Südafrika, Nordamerika), *Gundlachia* Pfr. (Nord- und Südamerika, Antillen, Tasmanien), *Lanx* Cless. (Nordamerika), *Rhodacmaea* Walk. (Nordamerika).

Stylommatophora.

1. Fam. ***Oncidiidae*** (Fig. 546). Küsten des Indischen, Pazifischen und Atlantischen Ozeans, Mittelmeer.
   1. Gattung. *Oncidium* Buchan. Ostafrika, Indien, Hinterindien, Südchina, Japan, Indo-malaiischer Archipel, Australien, Polynesien.
   2. Gattung. *Oncidiella* Gray. Südostaustralien, Tasmanien, Neuseeland, Westamerika, Antillen, Azoren, England, Südfrankreich, Sizilien, West- und Südamerika.
   3. Gattung. *Peronina* Plate. Indien.

Fig. 546.


Oncidiiden
Laxisuccinea
Homalonyx
Partuliden
Hyalimax
Neohyalimax
Zospeum
Trigonochlamydinae
Vitrinoplutonia
bis Alas-ka
Merid. v. O Greenw.
Östl. 140 Länge 160
Östl. 160 Länge 180

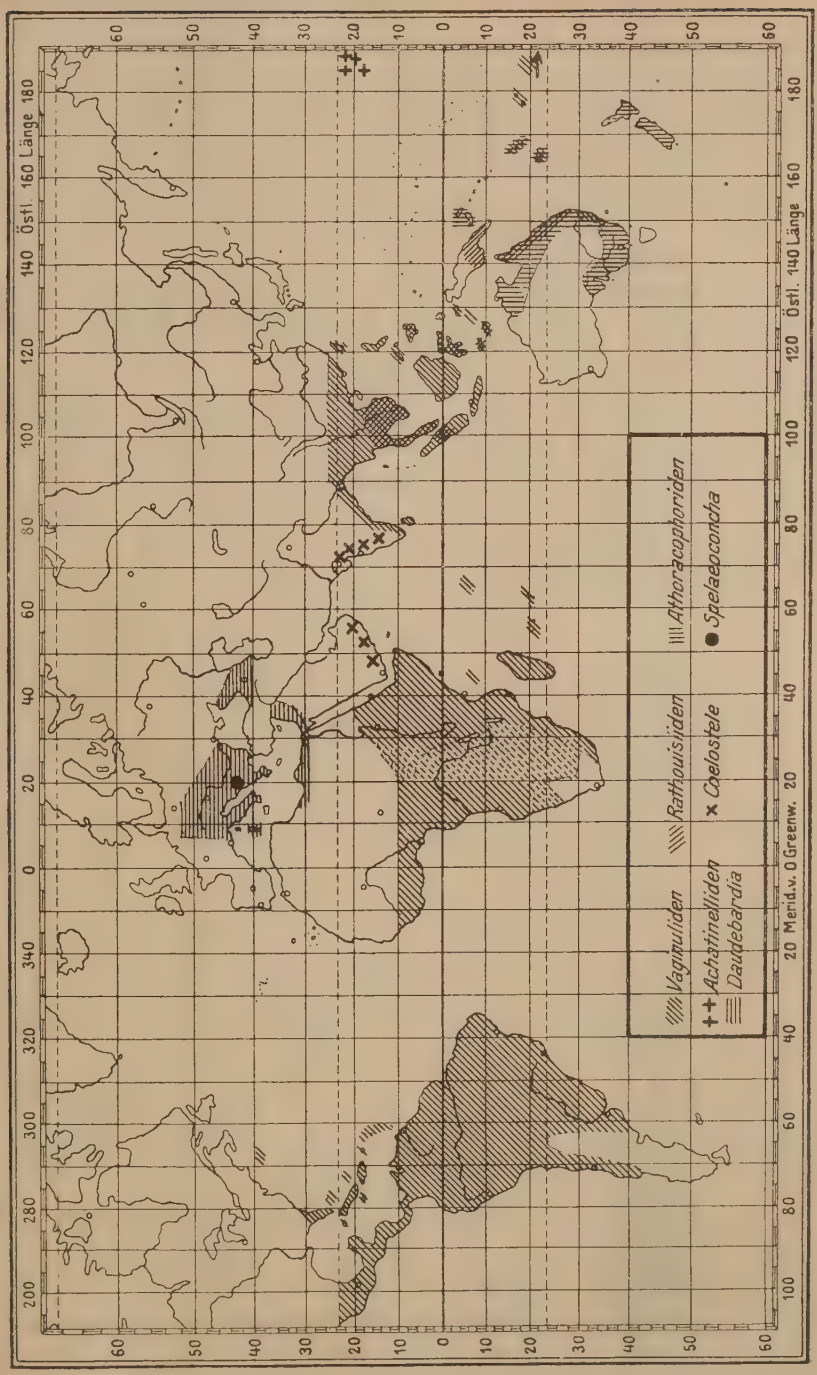

Vaginuliden
Rathouisiden
Athorycophoriden
Achatinelliden
Caelostele
Spelaeoconcha
Daudebardia
Merid.v. Greenw.
Östl. Länge

Fig. 841.

4. Gattung. *Oncis* Plate. Indomalaiischer Archipel, Nordaustralien.
5. Gattung. *Oncidina* Spr. Ostaustralien, Polynesien.
6. Gattung. *Watsoniella* Hffm. Galápagos-Inseln.

2. Fam. ***Rathouisiidae*** (Fig. 547). Hinterindien, Malaiische Halbinsel, Sumatra, Celebes, Molukken, Neu-Guinea, Nordost-Australien.

3. Fam. ***Vaginulidae*** (Fig. 547). Tropische Gebiete mit Ausnahme von Neu-Guinea.
   1. Unterfam. *Pseudoveronicellinae.* Afrika, nördliches Südamerika, Zentralamerika bis Mexiko, Florida, Antillen, Südasien, Malaiischer Archipel, Neu-Kaledonien.
   2. Unterfam. *Vaginulinae.* Südamerika.
   3. Unterfam. *Imerininae.* Südamerika, Madagaskar, Seychellen, Polynesien, Australien.
   4. Unterfam. *Semperulinae.* Südasien, Indo-malaiischer Archipel, Brasilien.

4. Fam. ***Succineidae.***
   1. Gattung. *Succinea* Drap. universell.
   2. Gattung. *Laxisuccinea* Cooke (Fig. 546). Hawaii-Inseln.
   3. Gattung. *Homalonyx* Orb. (Fig. 546). Antillen, S-Amerika, Juan Fernandez.
   4. Gattung. *Neohyalimax* Srth. (Fig. 546). Brasilien.
   5. Gattung. *Hyalimax* Adams (Fig. 546). Maskarenen, Nikobaren, Siam.

5. Fam. ***Athoracophoridae*** (Fig. 547). Australien, Neu-Seeland, Melanesien, Polynesien.

6. Fam. ***Achatinellidae*** (Fig. 547). Hawaii-Inseln.

7. Fam. ***Tornatellinidae.***
   1. Gattung. *Auriculella* Pfr. Hawaii-Inseln.
   2. Gattung. *Elasmias* Pils. Hawaii-Inseln, Polynesien, Australien, Neu-Guinea, Mikronesien, Melanesien, Japan, Philippinen, Lombok, Java, Mauritius.
   3. Gattung. *Lamellovum* Pils. Insel Opara (Rapa) [austral. Inseln].
   4. Gattung. *Tornatellina* Pfr. Japan, Bonin Insel, Mikronesien, Hawaii-Inseln, Polynesien, Australien, Neu-Seeland, Melanesien, Amboina, Philippinen, Juan Fernandez.
   5. Gattung. *Tornatellides* Pils. Japan, Formosa, Australien, Neu-Seeland, Polynesien, Hawaii-Inseln, Galápagos-Inseln.
   6. Gattung. *Tornatellaria* Pils. Hawaii-Inseln.
   7. Gattung. *Fernandezia* Pils. Juan Fernandez.
   8. Gattung. *Pacificella* Odhn. Oster-Insel.

8. Fam. ***Partulidae*** (Fig. 546). Melanesien, Polynesien.

9. Fam. ***Vallonidae.***
   1. Gattung. *Vallonia* Risso. Europa, N.- und Zentralasien, Sibirien, Nordamerika.
   2. Gattung. *Acanthinula* Beck. Europa, N.-Afrika, Klein-Asien, Kaukasien, Azoren, Java.
   3. Gattung. *Pyramidula* Fitz. N.-Amerika, Madeira, Azoren, Europa, N.-Afrika, Klein-Asien, Krim, N.-Persien, Mittel-Asien, Korea.
   4. Gattung. *Patulastra* Pfr. Mittelmeer-Länder.
   5. Gattung. *Spermodea* Wstld. Europa.
   6. Gattung. *Zoogenetes* Morse. N.-Amerika, Sibirien, N.-Europa, Schweiz, Kaukasien, ?Japan.

10. Fam. ***Amastridae.*** Hawaii-Inseln.

11. Fam. ***Cochlicopidae.***
   1. Gattung. *Cochlicopa* Risso. N.-Amerika, Europa, N.-Afrika, N.- und Mittelasien.
   2. Gattung. *Spelaeoconcha* Stur. (Fig. 547). Dalmatien.
   3. Gattung. *Coelostele* Bens. (Fig. 547). Indien, Arabien.

12. Fam. ***Vertiginidae.***
   1. Unterfam. *Gastrocoptinae.*
      1. Gattung. *Chaenaxis* Pils. u. Ferr. N.-Amerika (Arizona).
      2. Gattung. *Gibbulina* Beck. S.-Amerika (Bolivien).
      3. Gattung. *Gastrocopta* Wollst. Fast universell.
      4. Gattung. *Hypselostoma* Bens. Hinterindien, Riu-Kiu-Inseln, Philippinen.
      5. Gattung. *Anauchen* Pils. Tonkin, China.
      6. Gattung. *Boysidia* Ancey. China, Japan, Hinterindien, Indien, Java.
      7. Gattung. *Gyliauchen* Pils. Tonkin, Java, Kalao, Tenimber-Insel.
      8. Gattung. *Aulocospira* Mlldff. Philippinen.
      9. Gattung. *Systenostoma* Bav. u. Dautzbg. Tonkin, Indo-China.
      10. Gattung. *Bothriopupa* Pils. Venezuela, Zentralamerika, Antillen, Florida.
      11. Gattung. *Fauxulus* Schaufuß. S.-Afrika.
      12. Gattung. *Odontocyclas* Schlüt. O.-Alpen-Gebiet.
      13. Gattung. *Sandahlia* Wstld. Pyrenäen.
      14. Gattung. *Abida* Leach. Europa.
      15. Gattung. *Granopupa* Bttg. Mittelmeerländer, Kaukasien, Persien, Arabien, N.-Afrika, Kanaren.
      16. Gattung. *Chondrina* Reichenb. Europa, N.-Afrika.

2. Unterfam. *Vertigininae.*
   1. Gattung. *Vertigo* Müll. N.-Amerika, Mexiko, Antillen, Europa, N.- und O.-Asien, Japan, N.-Afrika.
   2. Gattung. *Staurodon* Lowe. Madeira.
   3. Gattung. *Lyropupa* Pils. Hawaii-Inseln.
   4. Gattung. *Ptychalaea* Bttg. Bonin-Inseln.
   5. Gattung. *Nesopupa* Pils. Polynesien, Mikronesien, Melanesien, Hawaii-Inseln, Malaiischer Archipel, Indien, Komoren, Mauritius, Afrika, St. Helena.
   6. Gattung. *Campolaemus* Pils. St. Helena.
   7. Gattung. *Costigo* Bttg. Molukken, Philippinen, Maskarenen, San Thomé.
   8. Gattung. *Pronesopupa* Iredale. Kermadec, Marquesas, Hawaii-Inseln.
   9. Gattung. *Pupisoma* Stol. Japan, Hinterindien, Indien, Mexiko, Malaiischer Archipel, Australien, Mikronesien, südl. N.-Amerika, Mexiko, Mittelamerika, S.-Amerika, Afrika.
   10. Gattung. *Cylindrovertilla* Bttg. Neu-Kaledonien, Australien.
   11. Gattung. *Sterkia* Pils. Kalifornien, S.-Florida, Antillen, Zentral-Amerika, Guyana.
   12. Gattung. *Truncatellina* Lowe. Atlant. Inseln, Europa, W.- und N.-Asien, Riu-Kiu-Inseln, Afrika.
   13. Gattung. *Negulus* Bttg. Afrika.
   14. Gattung. *Columella* Wstld. Atlant. Inseln, Europa, Indien, N.-Asien, Kaukasien, Japan, N.-Amerika, Nicaragua, Jamaica, Hawaii-Inseln.
3. Unterfam. *Pupillinae.*
   1. Gattung. *Pupoides* Pfr. Amerika, Antillen, Indien, Persien, Arabien, Afrika, Kapverden, Australien.
   2. Gattung. *Microstele* Bttg. Indien, Ceylon, O.- und SW.-Afrika.
   3. Gattung. *Pupilla* Leach. N.-Amerika, Europa, Asien, Afrika, Australien.
   4. Gattung. *Boysia* Pfr. Indien.
4. Unterfam. *Pagodulininae.*
   1. Gattung. *Pagodulina* Thiele. S.- und O.-Alpengebiet, Kaukasus.
   2. Gattung. *Spelaeodiscus* Brus. (= *Aspasita*). Karpathen, Balkan.
5. Unterfam. *Orculinae.*
   1. Gattung. *Orcula* Held. Europa, Kaukasien, N.-Persien, Klein-Asien, Abessynien.
   2. Gattung. *Lauria* Gray. Europa, Atlant. Inseln, Afrika, Maskarenen, Kaukasien, Klein-Asien.
   3. Gattung. *Agardhia* Gude. S.- und O.-Alpen, Balkan.

6. Unterfam. *Strobilopsinae.*
   1. Gattung. *Strobilops* Pils. N.-Amerika, ? nördl. S.-Amerika, O.-Asien.

13. Fam. ***Enidae.*** (Fig. 548).
   1. Gattung. *Chondrula* Beck.. Europa, Klein-Asien bis Kaukasien.
   2. Gattung. *Heudiella* Annand. China.
   3. Gattung. *Ena* Leach. Europa, Atlant. Inseln, N.-Afrika, Asien.
   4. Gattung. *Passamaëlla* Pfr. Insel Sokotra.
   5. Gattung. *Mabilliella* Ancey. Afrika (Nyassa).
   6. Gattung. *Cerastus* Alb. Afrika, Arabien, Indien.
   7. Gattung. *Conulinus* Mts. Afrika.
   8. Gattung. *Pachnodus* Alb. Afrika (nicht bis Abessynien), Madagaskar, St. Helena.
   9. Gattung. *Rhachidina* Thiele. Afrika.
   10. Gattung. *Rhachistia* Connolly. Portugiesisch-O.-Afrika.
   11. Gattung. *Rhachis* Pfr. O. Afrika, Madagaskar, Maskarenen, Komoren, Ceylon, Vorder- und Hinterindien, China, Indo-malaiischer Archipel, Polynesien.
   12. Gattung. *Limicena* Connolly. Portugiesisch-O.-Afrika

14. Fam. ***Clausiliidae.***
   1. Unterfam. *Cochlodininae.* Europa, N.-Afrika.
      1. Gattung. *Cochlodina* Fér. Europa, N.-Afrika, Kaukasus.
      2. Gattung. *Charpentieria* Stab. S.-Europa.
   2. Unterfam. *Clausiliinae.* Europa, West-Asien.
      1. Gattung. *Clausilia* Drap. Europa, aber S.-Balkan und S.-Italien fehlend.
      2. Gattung. *Alinda* Adams. Europa, W.-Asien, Krim, Kaukasus.
      3. Gattung. *Neostyria* Wgn. Westl., nördl. und östl. Randgebiete der Alpen.
      4. Gattung. *Laciniaria* Hartm. Zentral- und Osteuropa, Balkan, Krim, Kaukasien, Klein-Asien.
      5. Gattung. *Balea* Gray. Atlant. Inseln, Europa, Krim.
      6. Gattung. *Olympicola* Hesse. Griechenland.
      7. Gattung. *Micropontica* Bttg. Kaukasien.
   3. Unterfam. *Fusulinae.* Europa, Klein-Asien, Kaukasien.
      1. Gattung. *Oligoptychia* Bttg. Balkan, Syrien, Klein-Asien, Armenien.
      2. Gattung. *Acrotoma* Bttg. Kaukasien, Armenien.
      3. Gattung. *Polinskia* Wgn. Ciskaukasien.
      4. Gattung. *Fusulus* Fitz. Mitteleuropa, Alpenländer.
      5. Gattung. *Graciliaria* Bielz. Europa, Kaukasien.
      6. Gattung. *Idyla* Adams. Balkan, Syrien, Trans-Kaukasien.
      7. Gattung. *Armenica* Bttg. Armenien, Klein-Asien.

Fig. 548.

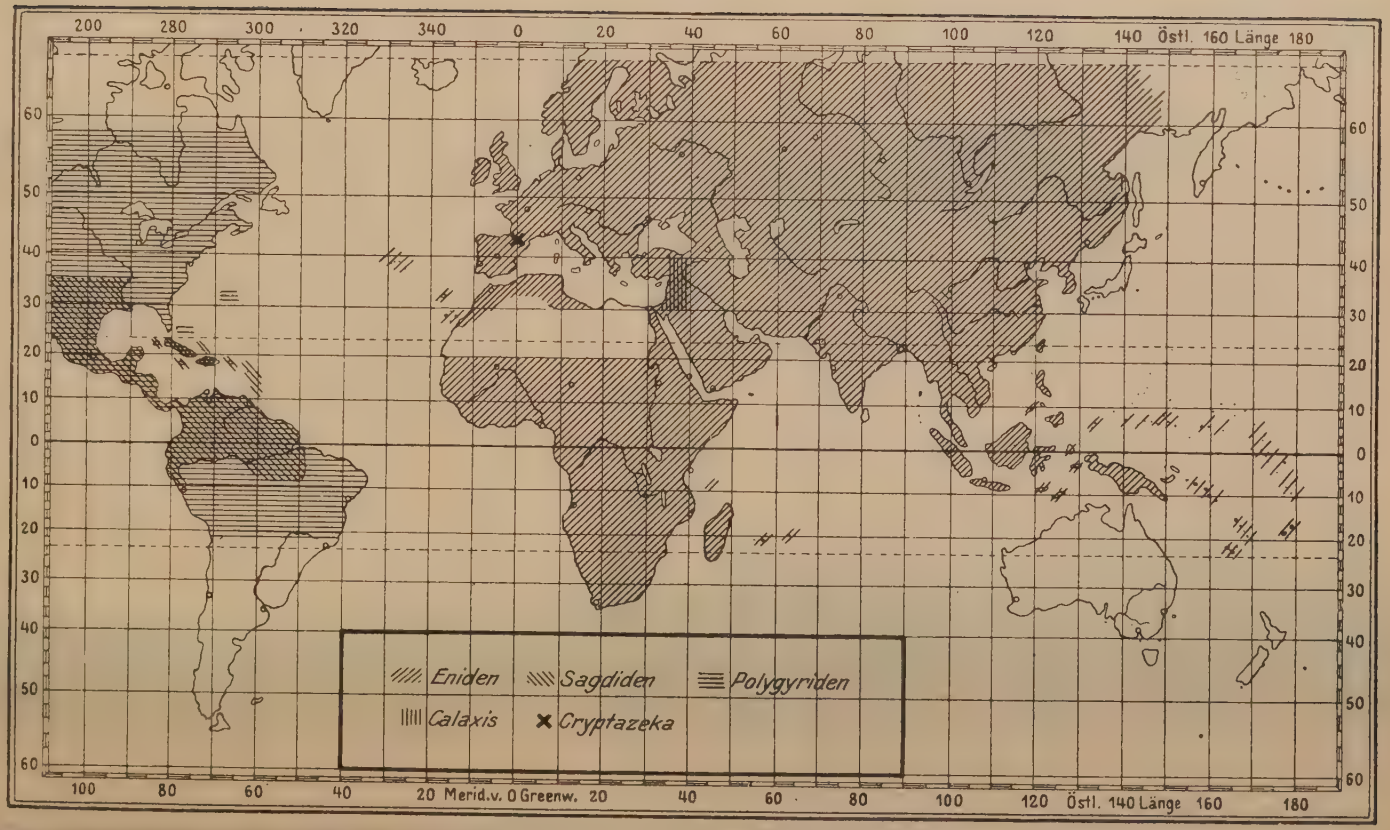
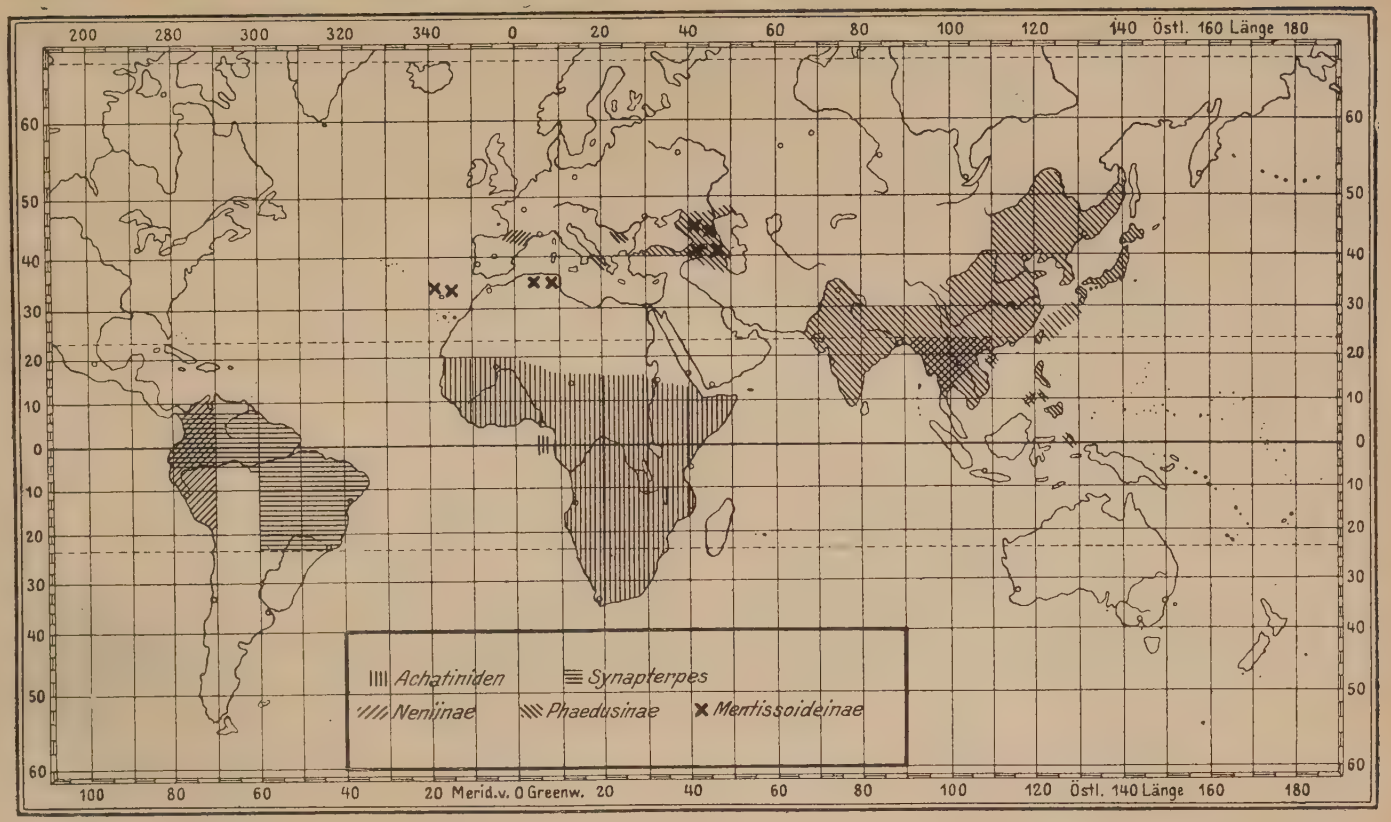

200 280 300 320 340 0 20 40 60 80 100 120 140 Östl. 160 Länge 180
60 50 40 30 20 10 0 10 20 30 40 50 60
100 80 60 40 20 Merid.v. 0 Greenw. 20 40 60 80 100 120 Östl. 140 Länge 160 180
Eniden
Sagdiden
Polygyriden
Calaxis
Cryptazeka

Fig. 549.



NB. Die senkrechte Schraffur für die Achatinidae ist auch auf Madagaskar, Komoren und Maskarenen auszudehnen (bei der kalligraphischen Überarbeitung der Karte versehentlich weggelassen).

4. Unterfam. *Alopiinae*. Europa.
   1. Gattung. *Alopia* Adams. N.-Balkan.
   2. Gattung. *Medora* Adams. Dalmatien, Kreta, Zypern, Palästina.
   3. Gattung. *Delima* Hartm. S.-Europa.
   4. Gattung. *Macedonica* Bttg. Mazedonien.
   5. Gattung. *Triloba* Vest. Balkan.
   6. Gattung. *Papillifera* Vest. SO.-Europa.
   7. Gattung. *Protoherilla* Wgn. Balkan.
5. Unterfam. *Mentissoideinae*. (Fig. 549.)
   1. Gattung. *Mentissoidea* Bttg. Kaukasien.
   2. Gattung. *Boettgeria* (Heyn.) Bttg. Madeira.
   3. Gattung. *Macroptychia* Bttg. Afrika (Senaar, Hahab).
6. Unterfam. *Garnieriinae*.
   1. Gattung. *Garnieria* Bgt. O.-Asien.
7. Unterfam. *Phaedusinae*. O.- und S.-Asien (Fig. 549).
   1. Gattung. *Reinia* Kob. Japan.
   2. Gattung. *Phaedusa* Adams. S.- und O.-Asien.
   3. Gattung. *Hemiphaedusa* Bttg. Kaukasus, S.- und O.-Asien.
   4. Gattung. *Synprosphyma* Wgn. Tonkin.
   5. Gattung. *Zaptyx* Pils. Japan, Riu-Kiu-Inseln.
   6. Gattung. *Pontophaedusa* Ldhm. Pontusländer.
   7. Gattung. *Serrulina* Mousson. Kaukasien, N.-Klein-Asien, Philippopel, Korfu.
8. Unterfam. *Neniinae*. (Fig. 549.)
   1. Gattung. *Nenia* Adams. S.-Amerika (Peru, Ekuador, Kolumbien).
   2. Gattung. *Peruinia* Polin. Peru.
   3. Gattung. *Laminifera* Bttg. Pyrenäen.
   4. Gattung. *Indonenia* Ehrm. Hinterindien, S.-China.

15. Fam. ***Ferussaciidae.***
   1. Gattung. *Ferussacia* Risso. Madeira, Kanaren, Mittelmeerländer, Klein-Asien, Syrien.
   2. Gattung. *Cryptazeca* Fol. u. Ber. (Fig. 548). Pyrenäen.
   3. Gattung. *Calaxis* Bgt. (Fig. 548). Palästina, Zypern.
   4. Gattung. *Digoniaxis* Jouss. Aden, Ceylon.
   5. Gattung. *Glessula* Mts (Fig. 550). Afrika, Ceylon, Indien, Hinterindien, Sunda-Inseln.
   6. Gattung. *Hohenwartia* Bgt. S.-Europa.
   7. Gattung. *Caecilioides* Fér. Universell, wenn auch verstreut.
   8. Gattung. *Synapterpes* Pils. (Fig. 549). Brasilien, Kolumbien.

16. Fam. ***Subulinidae*** (Fig. 551).
   1. Gattung. *Subulina* Beck. Trop. Afrika, Madagaskar, Indien, Hinterindien, St. Helena, Antillen, S.-Amerika, Panama.
   2. Gattung. *Homarus* Alb. Trop. Afrika.

3. Gattung. *Pseudoglessula* Bttg. Trop. Afrika (aber nicht bis Abessynien).
4. Gattung. *Leptinaria* Beck. Brasilien, Venezuela, Panama, Mexiko, Antillen.
5. Gattung. *Ochroderma* Ancey. Galápagos-Inseln.
6. Gattung. *Curvella* Chap. Trop. Afrika.
7. Gattung. *Opeas* Alb. Afrika, S.-Amerika, Mittelamerika, Indien, O.-Asien, Indo-malaiischer Archipel, Australien, Polynesien (an beiden letzteren Punkten wohl eingeschleppt), Hawaii-Inseln.
8. Gattung. *Rumina* Risso. Mittelmeerländer, Madagaskar, Maskarenen, große Antillen, südl. Vereinigten Staaten, Bermuda.
9. Gattung. *Obeliscus* Beck. S.-Amerika, Antillen.
10. Gattung. *Rhodea* Adams. Kolumbien.
11. Gattung. *Bocageia* Girard. Komoren, Afrika, Prinzen-Insel.
12. Gattung. *Ceras* Dup. u. Putz. Kongobecken.
13. Gattung. *Nothapalus* Mts. Belgisch-Kongo.
14. Gattung. *Subuliniscus* Pils. Belgisch-Kongo.
15. Gattung. *Pseudopeas* Putz. Trop. Afrika, Venezuela.
16. Gattung. *Neosubulina* Baker. S.-Amerika (Venezuela, Curaçao).
17. Gattung. *Xerocerastus* Mlldff. SW.-Afrika.

17. Fam. ***Coeliaxidae.***
1. Gattung. *Cryptelasmus* Pils. Kuba.
2. Gattung. *Thomea* Girard. San Thomé.
3. Gattung. *Pyrgina* Greeff. San Thomé.
4. Gattung. *Coeliaxis* Ad. u. Ang. Afrika.

18. Fam. ***Achatinidae*** (Fig. 549). Afrika.
1. Gattung. *Callistopepla* Ancey. Kamerun, Kongobecken.
2. Gattung. *Perideriopsis* Putz. Zentral-Afrika, Kongobecken.
3. Gattung. *Pseudotrochus* Adams. Trop. W.-Afrika.
4. Gattung. *Atopocochlis* Cr. u. Fisch. Fernando Po.
5. Gattung. *Limicolaria* Schum. Trop. Afrika.
6. Gattung. *Burtoa* Bgt. Afrika (Seengebiet).
7. Gattung. *Achatina* Lam. Trop. Afrika.
8. Gattung. *Cochlitoma* (Fér.) Pils. S.-Afrika.
9. Gattung. *Metachatina* Pils. S.-Afrika.
10. Gattung. *Archachatina* (Alb.) Pils. Äquatorial W.- u. O.-Afrika.
11. Gattung. *Columna* Perry. Prinzen-Insel.
12. Gattung. *Pseudachatina* Alb. Kamerun.
13. Gattung. *Limicolariopsis* Ailly. O.-Afrika.

19. Fam. ***Oleacinidae*** (Fig. 552). Amerika, S.-Europa.
1. Gattung. *Pseudosubulina* Streb. Venezuela. Mexiko, Antillen.
2. Gattung. *Spiraxis* C. Adams. Mexiko, Antillen, Amerika.
3. Gattung. *Varicella* Pfr. Antillen, Florida.
4. Gattung. *Oleacina* Bolt. Nördl. S.-Amerika bis Mexiko, Antillen.

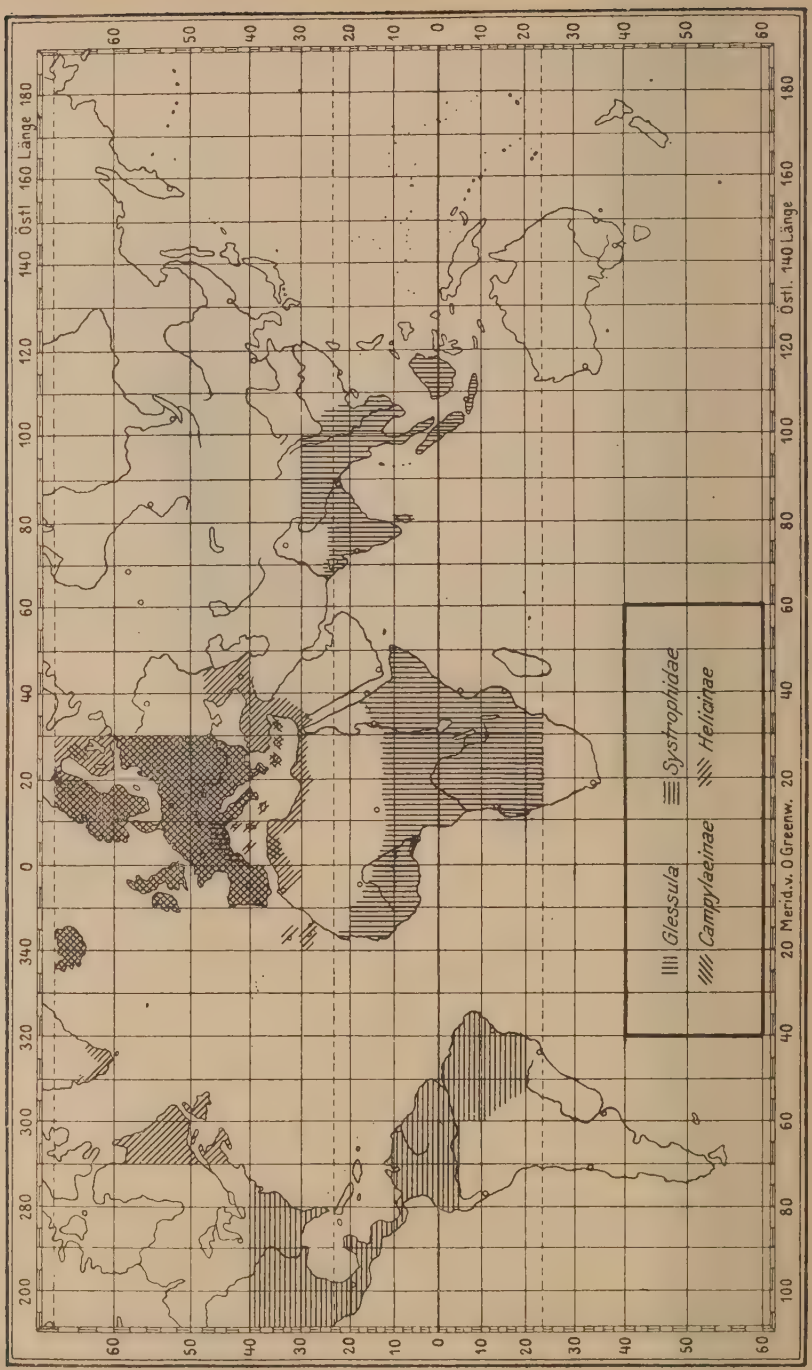

Glessula
Systrophidae
Camptaeinae
Helicinae
20 Merid. v. O Greenw. 20
Östl. 140 Länge 160
Östl 160 Länge 180

Fig. 550.

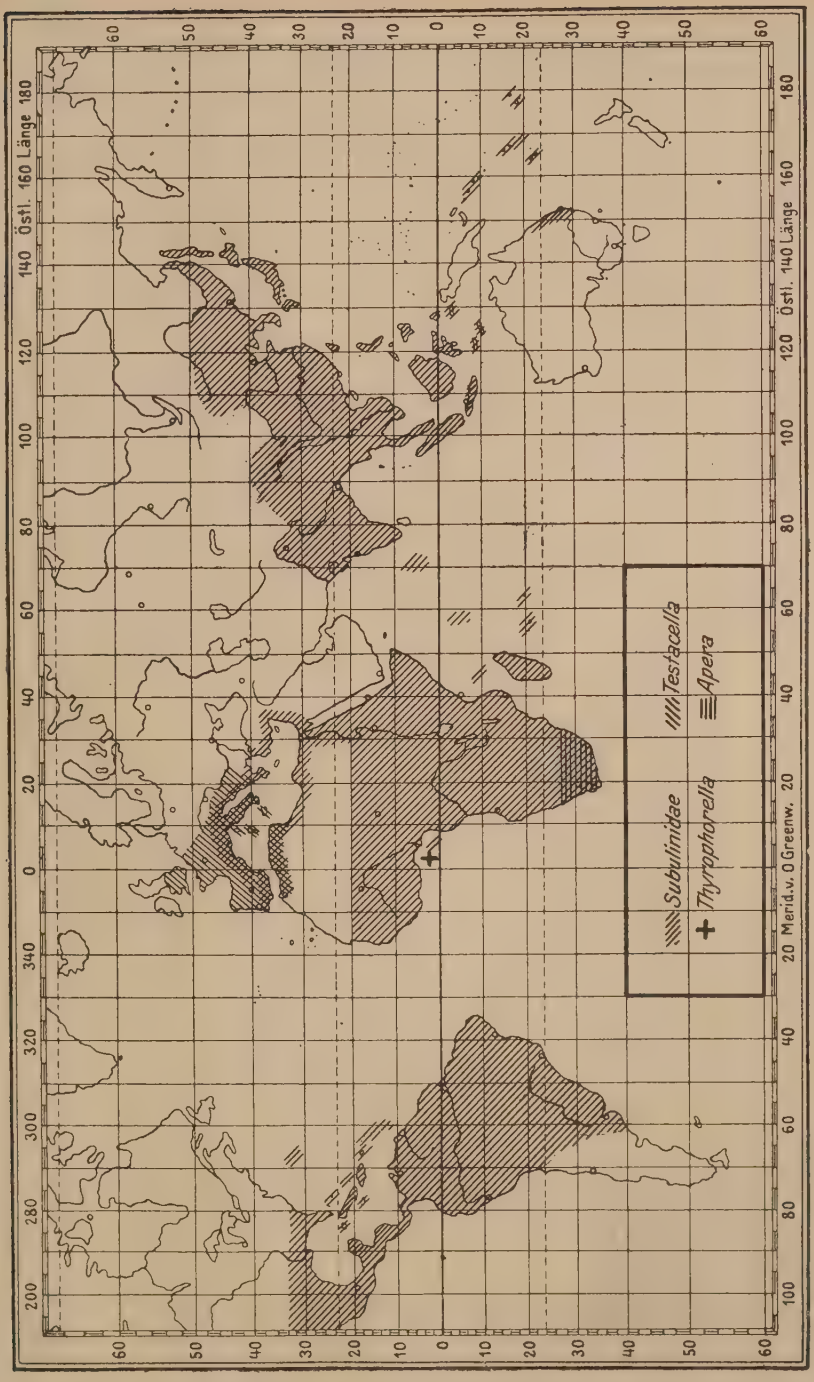

Subulinidae
Testacella
Thyrophorella
Apera
Merid. v. Greenw.
Östl. Länge

Fig. 551.

5. Gattung. *Streptostyla* Shttlw. Peru-Venezuela bis O.-Mexiko, Antillen.
6. Gattung. *Poiretia* P. Fisch. (Fig. 552). Algier, Sizilien, S.-Italien, Dalmatien.
7. Gattung. *Salasiella* Streb. Mittelamerika bis Mexiko.
8. Gattung. *Euglandina* Cr. u. Fisch. S.-Brasilien–N.-Peru bis südl. Vereinigte Staaten.
9. Gattung. *Strebelia* Cr. u. Fisch. Mexiko.

20. Fam. ***Testacellidae.***
    1. Gattung. *Testacella* Cuv. (Fig. 551). Küstenländer des westl. Mittelmeers, S.-England, Makaronesien.
21. Fam. ***Endodontidae.***
    1. Gattung. *Punctum* Morse. Holarktisch, ? Juan Fernandez.
    2. Gattung. *Laoma* Gray. Neu-Seeland, Tasmanien, Australien, Neu-Guinea.
    3. Gattung. *Paralaoma* Iredale. Norfolk-Inseln.
    4. Gattung. *Thysanota* Alb. Indien.
    5. Gattung. *Philalanka* Gdw.-Aust. Indien, Ceylon.
    6. Gattung. *Glyptaulax* Gude. Tenasserim.
    7. Gattung. *Rhutvenia* Gude. S.-Indien, Ceylon.
    8. Gattung. *Flammulina* Mts. Neu-Seeland, Tasmanien, Australien, Mela- und Polynesien.
    9. Gattung. *Diglyptus* Pils. Opara.
    10. Gattung. *Libera* Garrett. Polynesien.
    11. Gattung. *Endodonta* Alb. S.-Afrika, St. Helena, Indo-malaiische Inseln, Australien, Melanesien, Polynesien, Hawaii-Inseln.
    12. Gattung. *Charopa* Alb. Neu-Seeland, Australien, Polynesien, Juan Fernandez.
    13. Gattung. *Radiodiscus* Pils. u. Ferr. Südl. N.-Amerika, nördl. S.-Amerika.
    14. Gattung. *Trachycystis* Pils. S.-Afrika, Maskarenen.
    15. Gattung. *Amphidoxa* Alb. Juan Fernandez, Patagonien.
    16. Gattung. *Patula* Held. Universell.
    17. Gattung. *Pararhytida* Ancey. Neu-Kaledonien.
    18. Gattung. *Sculptaria* Pfr. SW.-Afrika.
    19. Gattung. *Phasis* Alb. S.-Afrika.
    20. Gattung. *Helicodiscus* Morse. N.-Amerika.
    21. Gattung. *Nesophila* Pils. Aru-Inseln, Polynesien, Hawaii-Inseln.
    22. Gattung. *Cryptocharopa* Prest. Norfolk-Inseln.
    23. Gattung. *Norfolciconcha* Prest. Norfolk-Inseln.

Die von Suter als *Phenacohelicidae* zusammengefaßten Gattungen (s. S. 1235) sind fast alle auf Neu-Seeland beschränkt, kommen aber zum Teil auch auf Tasmanien und in Australien vor. Polynesische Vorkommnisse sind nicht sicher anzugeben.

22. Fam. ***Thyrophorellidae.***
    1. Gattung. *Thyrophorella* Greeff. (Fig. 551). San Thomé.
23. Fam. ***Zonitidae.*** Im wesentlichen auf den Nordkontinenten.
    1. Gattung. *Striatura* Morse. N.-Amerika.
    2. Gattung. *Mesomphix* Raf. N.-Amerika.
    3. Gattung. *Gastrodonta* Alb. N.-Amerika.
    4. Gattung. *Lyrodiscus* Pils. Kanaren.
    5. Gattung. *Aegopina* Kob. Mittel- und W.-Europa.
    6. Gattung. *Zonites* Mont. S.-Europa, Kleinasien.
    7. Gattung. *Zonitoides* Lehm. Universell.
    8. Gattung. *Vitrea* Fitz. Universell, aber mehr den Nordkontinenten angehörend.
    9. Gattung. *Oxychilus* Fitz. Universell, aber mehr den Nordkontinenten angehörend.
    10. Gattung. *Schistophallus* Wgn. Östl. Balkan, Krim, Kleinasien.
    11. Gattung. *Janulus* Lowe. Madeira.
    12. Gattung. *Pristiloma* Ancey. N.-Amerika.
    13. Gattung. *Nesovitrea* Cooke. Hawaii-Inseln.
24. Fam. ***Systrophidae*** (Fig. 550). Amerika.
    1. Gattung. *Happia* Bgt. Nördl. S.-Amerika, ? Antillen.
    2. Gattung. *Systrophe* Pfr. Kolumbia, Brasilien.
    3. Gattung. *Haplotrema* Ancey. N.-Amerika.
25. Fam. ***Vitrinidae.*** Im wesentlichen Nord-Hemisphäre.
    1. Gattung. *Vitrinopsis* Spr. Philippinen, Java.
    2. Gattung. *Phenacolimax* Stab. Europa, W.-Asien, Turkestan.
    3. Gattung. *Vitrina* Drap. Nordhemisphäre.
    4. Gattung. *Insulivitrina* Hesse. Madeira, Kanaren, Azoren, ?Arabien.
    5. Gattung. *Vitrinopugio* Iher. Europa, N.-Asien.
    6. Gattung. *Vitrinoidea* Spr. Philippinen.
26. Fam. ***Daudebardiidae*** Europa, W.-Asien, N.-Afrika.
    1. Unterfam. *Daudebardiinae.*
        1. Gattung. *Daudebardia* Hartm. (Fig. 547). S.- und O.-Europa, W.-Asien, Transkaukasien, Krim, Algier, Neu-Seeland (verschl.)
    2. Unterfam. *Trigonochlamydinae* (Fig. 546).
        1. Gattung. *Parmacellilla* Srth. Persien.
        2. Gattung. *Phrixolestes* Srth. Kaukasien, Armenien.
        3. Gattung. *Trigonochlamys* Bttg. W.-Kaukasus, Armenien.
        4. Gattung. *Hyrcanolestes* Srth. N.-Persien (Gebirge südl. des Kaspi-Sees).
        5. Gattung. *Pseudomilax* Bttg. Ciskaukasien.
        6. Gattung. *Selenochlamys* Bttg. W.-Kaukasus.
        7. Gattung. *Mabillea* Bgt. Libanon.
        8. Gattung. *Chrysalidomilax* Srth. Kaukasien (Lenkoran).

3. Unterfam. *Vitrinoplutoniinae* (Fig. 546).
   1. Gattung. *Vitrinoplutonia* Collg. Azoren.

27. Fam. ***Arionidae.*** Nordhemisphäre, Afrika.
   1. Unterfam. *Binneyinae.*
      1. Gattung. *Binneya* Cooper. Kalifornien.
      2. Gattung. *Hemphillia* Bl. u. Binney. N.-Amerika (Oregon, Idaho).
   2. Unterfam. *Ariolimacinae.*
      1. Gattung. *Ariolimax* Mörch. N.-Amerika (Brit. Kolumbia bis Alaska).
      2. Gattung. *Aphallarion* Pils. u. Van. Kalifornien.
      3. Gattung. *Hesperarion* Srth. Kalifornien.
      4. Gattung. *Zacoleus* Pils. N.-Amerika (Idaho).
   3. Unterfam. *Arioninae.*
      1. Gattung. *Anadenus* Heyn. N.-Indien, Tibet, S.-China.
      2. Gattung. *Anadenulus* Cockll. Kalifornien.
      3. Gattung. *Prophysaon* Bl. u. Binney. Westl. N.-Amerika (San Franzisko bis Alaska; Idaho).
      4. Gattung. *Geomalacus* Allm. SW.-Irland, N.-Spanien, Portugal.
      5. Gattung. *Arion* Fér. Europa, W.- und N.-Asien, N-Afrika, O.-Kanada.
   4. Unterfam. *Oopeltinae.*
      1. Gattung. *Oopelta* Heyn. Guinea, S.-Afrika.

28. Fam. ***Philomycidae.*** Amerika, Asien.
   1. Gattung. *Philomycus* Fér. N.-Amerika (östl.), Mexiko, Zentral-Amerika, Chile, Hawaii-Inseln, O.-Asien, Indien, Hinterindien, Celebes, Java, Borneo.

29. Fam. ***Limacidae.*** Paläarktis.
   1. Unterfam. *Limacinae.*
      1. Gattung. *Limax* L. (Fig. 558). Europa, SW.-Asien, N.-Afrika, Atlant. Inseln (alle anderen Fundorte: Grönland, N.-Amerika, S.-Amerika, S.-Afrika, Australien, Neu-Seeland, Polynesien, dürften auf Verschleppung beruhen, s. Fig. 558).
      2. Gattung. *Bielzia* Cless. Karpathen-Länder, Bosnien, Montenegro, Kreta.
      3. Gattung. *Lehmannia* Heyn. Europa, Vorderasien.
      4. Gattung. *Gigantomilax* Bttg. Kaukasus-Länder, Albanien, Serbien.
      5. Gattung. *Monochroma* Srth. Kaukasien.
      6. Gattung. *Agriolimax* Mörch. Universell.
      7. Gattung. *Lytopelte* Bttg. Kaukasus, N.-Persien, Turkestan.
      8. Gattung. *Megalopelte* Ldhm. W.-Kaukasus.
      9. Gattung. *Mesolimax* Poll. Kaukasus, Klein-Asien, Griech. Archipel, Ostrumelien.

10. Gattung. *Pseudarion* Germ. Persien.
11. Gattung. *Eumilax* Bttg. W.-Kaukasus, N.-Persien.
12. Gattung. *Metalimax* Srth. Kaukasien.

2. Unterfam. *Parmacellinae.*
   1. Gattung. *Amalia* M.-Tand. Mittel- und S.-Europa, Klein-Asien, N.-Afrika, Atlantische Inseln. — Das Vorkommen in Nord-, Mittel-, Süd-Amerika, S.-Afrika, Australien, Neu-Seeland, Hawaii-Inseln, dürfte auf Verschleppung beruhen.
   2. Gattung. *Aspidoporus* Fitz. (Fig. 552). Österreich, Montenegro, Dalmatien.
   3. Gattung. *Boettgerilla* Srth. (Fig. 552). Kaukasien.
   4. Gattung. *Parmacella* Cuv. (Fig. 552). Kanaren, westl. S.-Europa, N.-Afrika, Kaukasus, Zentralasien.

30. Fam. ***Dorcasiidae*** (Fig. 553).
   1. Gattung. *Trigonephrus* Pils. S.-Afrika.
   2. Gattung. *Dorcasia* Gray. S.-Afrika.

31. Fam. ***Clavatoridae*** (Fig. 553).
   1. Gattung. *Clavator* Mts. Madagaskar.

32. Fam. ***Acavidae*** (Fig. 553).
   1. Gattung. *Helicophanta* Fér. Madagaskar.
   2. Gattung. *Ampelita* Beck. Madagaskar.
   3. Gattung. *Stylodon* Beck. Seychellen.
   4. Gattung. *Acavus* Mont. Ceylon.

33. Fam. ***Caryodidae*** (Fig. 553).
   1. Gattung. *Pedinogyra* Alb. Neu-Guinea, Australien.
   2. Gattung. *Anoglypta* Mts. Tasmanien.
   3. Gattung. *Caryodes* Alb. Tasmanien.
   4. Gattung. *Hedleyella* Iredale. Australien.

34. Fam. ***Strophocheilidae*** (Fig. 553).
   1. Gattung. *Strophocheilus* Spix. S.-Amerika.

35. Fam. ***Macrocyclidae*** (Fig. 553).
   1. Gattung. *Macrocyclis* Beck. Chile.

36. Fam. ***Bulimulidae*** (Fig. 554).
   1. Unterfam. *Bulimulinae.*
      1. Gattung. *Auris* Spix. Mittelamerika, Venezuela, Brasilien.
      2. Gattung. *Plecochilus* Gldg. S.- und Mittelamerika.
      3. Gattung. *Thaumastus* Alb. Nördl. Süd-Amerika.
      4. Gattung. *Xenothauma* Fult. S.-Amerika (Peru).
      5. Gattung. *Bulimulus* Leach. S.-Amerika, Mittel-Amerika, Antillen, südl. N.-Amerika, Galápagos-Inseln.
      6. Gattung. *Neopetraeus* Mts. S.-Amerika.
      7. Gattung. *Oxychona* Mörch. S.-Amerika.
      8. Gattung. *Zaplagius* Pils. Brasilien.

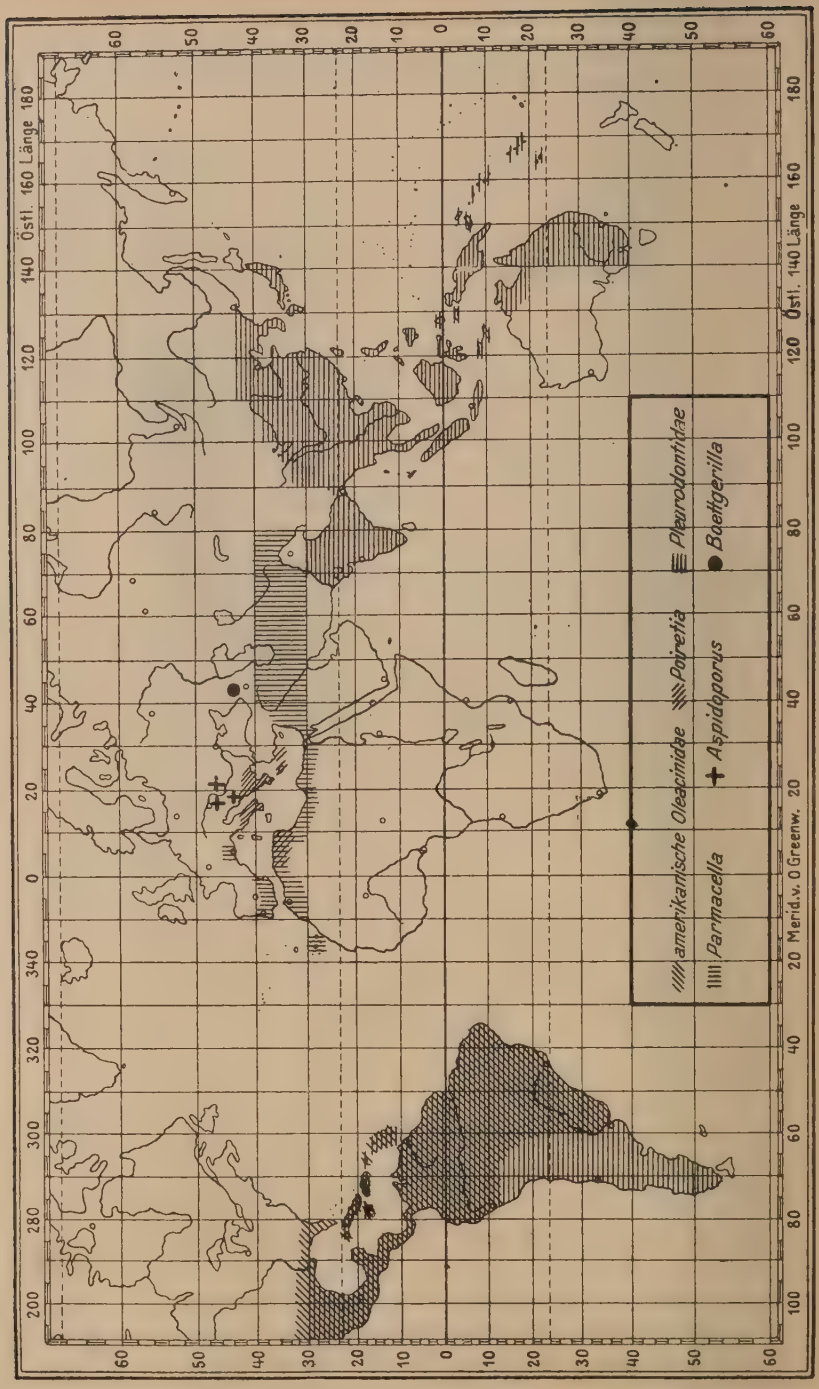
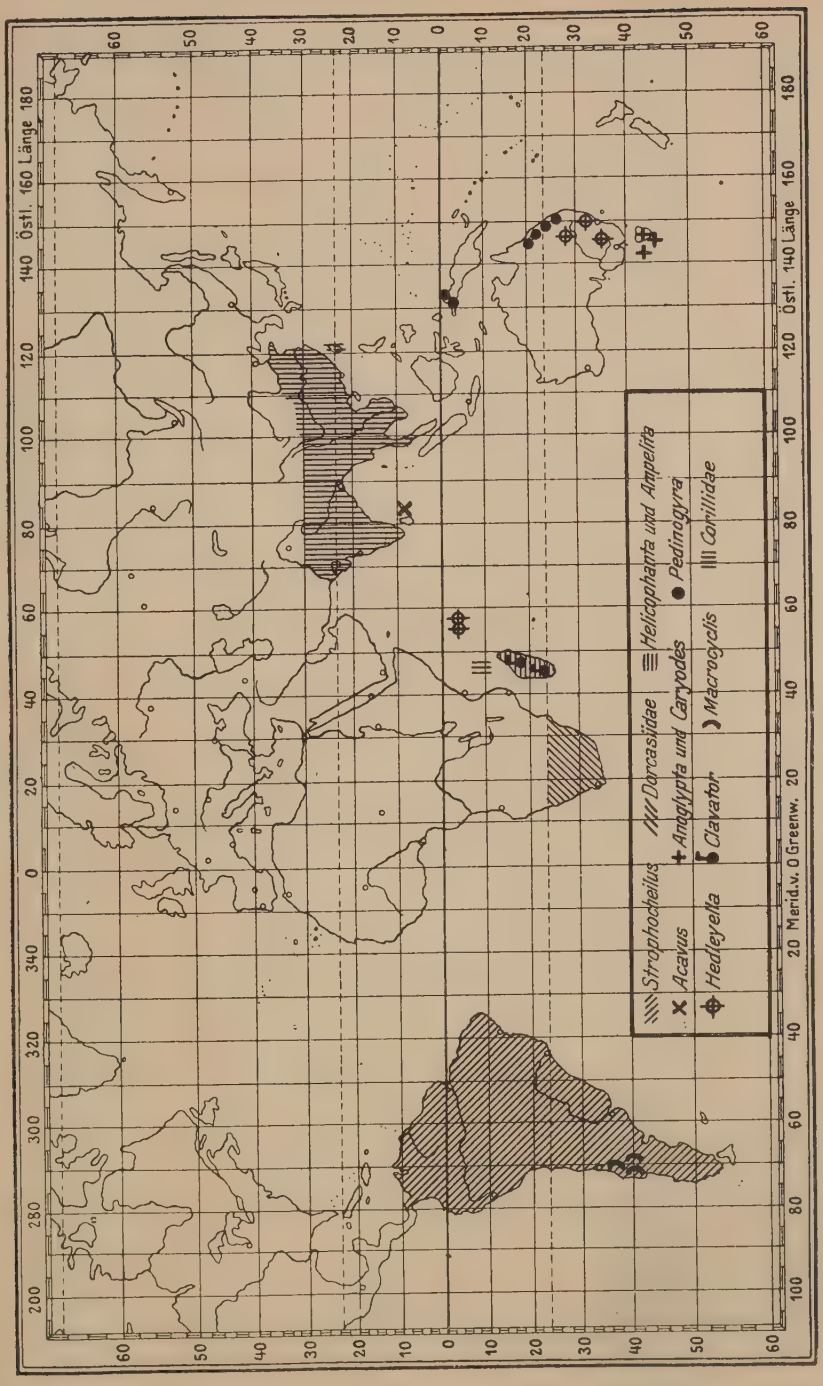

amerikanische Oleacinidae
Poiretia
Pleurodontidae
Parmacella
Aspidoporus
Boettgerilla
Östl. 160 Länge
Östl. 140 Länge
Merid.v. Greenw.

Fig. 552.


Strophocheilus
Acavus
Hedleyella
Dorcasiidae
Amastyra und Caryodes
Clavator
Helicophanta und Ampelita
Pedinogyra
Macrocyclis
Corillidae
Östl. 160 Länge 180
Östl. 140 Länge 160
Merid.v. Greenw.

9. Gattung. *Drymaeus* Alb. S.-Amerika, Mittel-Amerika bis Mexiko, Antillen.
10. Gattung. *Bothriembryon* Pils. W.-Australien.
11. Gattung. *Placostylus* Beck. Neu-Seeland, Polynesien.

2. Unterfam. *Odontostominae.*
1. Gattung. *Macrodontes* Swains. Zentral-Amerika.
2. Gattung. *Anctus* Mts. Brasilien.
3. Gattung. *Odontostomus* Beck. S.-Amerika.
4. Gattung. *Hyperaulax* Pils. Fernando Noronha.
5. Gattung. *Tomigerus* Spix. Nördl. S.-Amerika.
6. Gattung. *Anostoma* Fisch. v. Waldh. Zentral-Amerika, nördl. S.-Amerika.

3. Unterfam. *Orthalicinae.*
1. Gattung. *Oxystyla* Schlüt. S.-Amerika, Zentral-Amerika bis Mexiko, Antillen.
2. Gattung. *Porphyrobaphe* Shttlw. S.-Amerika.
3. Gattung. *Corona* Alb. S.-Amerika.
4. Gattung. *Tholus* Streb. Ecuador, Chile.
5. Gattung. *Orthalicus* Beck. S.-Amerika, Antillen.
6. Gattung. *Liguus* Mont. Antillen, Florida.

4. Unterfam. *Amphibuliminae.*
1. Gattung. *Simpulopsis* Beck. S.-Amerika, Antillen, Mittel-Amerika bis Mexiko.
2. Gattung. *Peltella* Webb. u. Ben. Nördl. S.-Amerika, Antillen.
3. Gattung. *Amphibulima* Lam. Antillen.
4. Gattung. *Gaeotis* Shttlw. Porto Rico.
5. Gattung. *Aillya* Odhn. Kamerun.

37. Fam. ***Urocoptidae*** (Fig. 555).

1. Unterfam. *Eucalodiinae.*
1. Gattung. *Archegocoptis* Pils. Antillen (Haiti).
2 Gattung. *Eucalodium* Cr. u. Fisch. Mexiko, Zentral-Amerika.
3. Gattung. *Anisospira* Streb. Mexiko, Zentral-Amerika.
4. Gattung. *Coelocentrum* Cr. u. Fisch. Mexiko, Guatemala.
5. Gattung. *Berendtia* Cr. u. Fisch. Kalifornien, Mexiko, Guatemala.
6. Gattung. *Holospira* Mts. Mexiko, südwestl. N.-Amerika.
7. Gattung. *Epirobia* Streb. Mexiko.
8. Gattung. *Hendersoniella* Dall. Mexiko.

2. Unterfam. *Microceraminae.*
1. Gattung. *Microceramus* Pils. u. Van. S.-Amerika, Antillen, Florida, Mexiko.

3. Unterfam. *Urocoptinae.*
1. Gattung. *Spirostemma* Pils. u. Van. Antillen.
2. Gattung. *Anoma* Alb. Antillen.

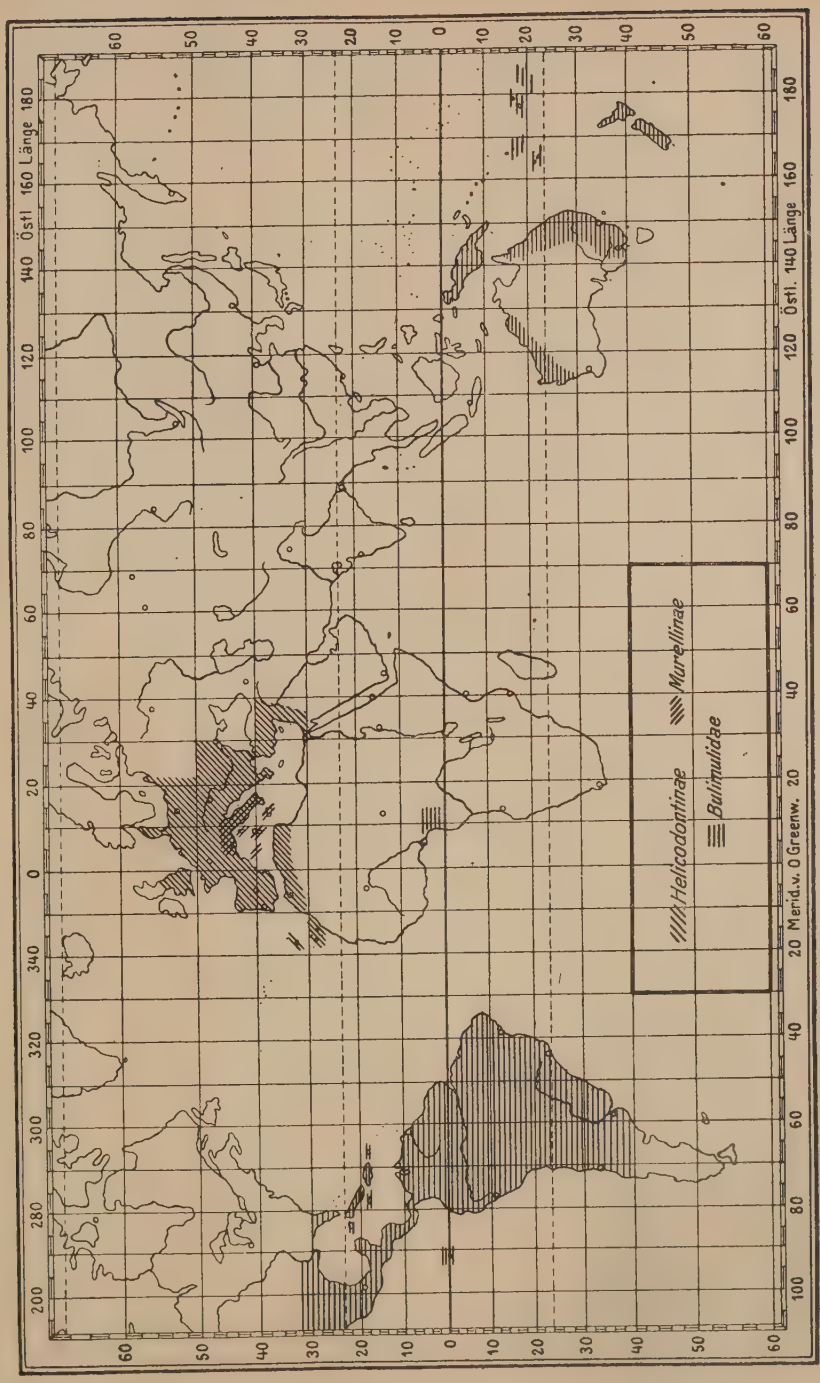

Helicodontinae
Murellinae
Bulimulidae
Meridian v. Greenw.
Östl. Länge

Fig. 554.

3. Gattung. *Macroceramus* Gldg. Antillen, Florida, Mexiko, Zentral-Amerika.
4. Gattung. *Urocoptis* Beck. Antillen.
5. Gattung. *Pineria* Poey. Antillen.
6. Gattung. *Brachypodella* Beck. S.-Amerika, Zentral-Amerika bis Mexiko, Antillen.

38. Fam. ***Megaspiridae.***
1. Gattung. *Callionepion* Pils. u. Van. S.-Amerika.
2. Gattung. *Megaspira* Lea. Brasilien.

39. Fam. ***Cerionidae.***
1. Gattung. *Cerion* Bolt. Antillen.

40. Fam. ***Polygyridae*** (Fig. 548).
1. Gattung. *Praticolella* Mts. Mittel- und N.-Amerika.
2. Gattung. *Polygyra* Say. N.-Amerika, Mexiko, Bermuda.
3. Gattung. *Polygyrella* Binney. N.-Amerika, Bermuda.
4. Gattung. *Polygyratia* Gray. S.-Amerika.
5. Gattung. *Triodopsis* Raf. N.-Amerika.

41. Fam. ***Sagdidae*** (Fig. 548).
1. Gattung. *Zaphysema* Pils. Jamaika.
2. Gattung. *Sagda* Beck. Jamaika.
3. Gattung. *Proserpinula* Alb. Jamaika.
4. Gattung. *Odontosagda* Mts. Haiti, Kuba.
5. Gattung. *Volvidens* Henders. Kuba.
6. Gattung. *Xenodiscula* Pils. Venezuela.
7. Gattung. *Hyalosagda* Alb. Jamaika, Bermuda.
8. Gattung. *Lacteoluna* Pils. Jamaika, Bermuda.
9. Gattung. *Suavitas* Pils. Antillen.
10. Gattung. *Itzamna* Pils. Kuba.
11. Gattung. *Thysanophora* Streb. u. Pffr. N.-Amerika (Arizona) bis Venezuela, Antillen.
12. Gattung. *Microphysula* Cockll. N.-Amerika (Neu-Mexiko).
13. Gattung. *Hojeda* Baker. Antillen, ? Florida.
14. Gattung. *Microconus* Baker. Mexiko.

42. Fam. ***Pleurodontidae*** (Fig. 552).
1. Gattung. *Pleurodonte* Fisch. v. Waldh. S.-Amerika, Zentral-Amerika, Mexiko, Antillen.
2. Gattung. *Solaropsis* Beck. S.-Amerika.
3. Gattung. *Pyrochilus* Pils. Molukken, Melanesien, Polynesien.
4. Gattung. *Camaena* Alb. S.- und SO.-Asien, Indischer Archipel. Neu-Guinea.
5. Gattung. *Obba* Beck. S.- und O.-Asien, Indo-malaiischer Archipel, Neu-Guinea, Australien.
6. Gattung. *Planispira* Beck. Malaiischer Archipel, Neu-Guinea, Australien.

7. Gattung. *Chloritis* Beck. S.- und O.-Asien, Malaiischer Archipel Australien.
8. Gattung. *Thersites* Pfr. Australien.
9. Gattung. *Xanthomelon* Mts. Australien.
10. Gattung. *Papuina* Mts. Neu-Guinea, Aru-Inseln, Australien, Polynesien.
11. Gattung. *Draparnaudia* Montrz. Neue Hebriden, Neu-Kaledonien.
12. Gattung. *Amphidromus* Alb. S.- und SO.-Asien, Malaiischer, Archipel.
13. Gattung. *Austrochloritis* Pils. Aru-Inseln, Australien.
14. Gattung. *Albersia* Adams. Molukken, Neu-Guinea.
15. Gattung. *Hadra* Alb. Neu-Guinea, Australien.

43. Fam. ***Corillidae*** (Fig. 553).
1. Gattung. *Corilla* Adams. S.- und SO.-Asien.
2. Gattung. *Plectopylis* Bens. Indien.

44. Fam. ***Eulotidae.***
1. Unterfam. *Buliminopsinae.*
1. Gattung. *Ganesella* Blanf. Japan, Korea.
2. Gattung. *Buliminopsis* Heude. O.-Asien.
2. Unterfam. *Eulotinae.*
1. Gattung. *Eulota* Hartm. Europa, Asien, Malaiische Inseln, Madagaskar, Bermuda.
2. Gattung. *Halolimnohelix* Germ. Afrika.
3. Gattung. *Chalepotaxis* Ancey. China.
3. Unterfam. *Helicostylinae.*
1. Gattung. *Chloraea* Alb. Philippinen.
2. Gattung. *Helicostyla* Fér. Malaiische Inseln, Neu-Guinea, Melanesien.
4. Unterfam. *Lysinoëinae.*
1. Gattung. *Lysinoë* Adams. Zentral-Amerika, Mexiko.
2. Gattung. *Humboldiana* Iher. Texas, Mexiko.
3. Gattung. *Tryonigens* Pils. Mexiko.
4. Gattung. *Leptarionta* Cr. u. Fisch. Zentral-Amerika, Mexiko.
5. Unterfam. *Cepolinae.*
1. Gattung. *Cepolis* Mont. Antillen, Florida, Bahama.
2. Gattung. *Polymita* Beck. Antillen, Florida, Bahama.
3. Gattung. *Averellia* Pils. Zentral-Amerika, Mexiko.
6. Unterfam. *Epiphragmophorinae.*
1. Gattung. *Glyptostoma* Bl. u. Binney. N.-Amerika.
2. Gattung. *Ashmunella* Pils. u. Cockll. N.-Amerika.
3. Gattung. *Sonorella* Pils. N.-Amerika.
4. Gattung. *Oreohelix* Pils. Westl. N.-Amerika, Mexiko.

5. Gattung. *Epiphragmophora* Döring. S.-Amerika, Kalifornien, Alaska.
6. Gattung. *Xanthonyx* Cr. u. Fisch. Mexiko.
7. Gattung. *Metostracon* Pils. Mexiko.
8. Gattung. *Cryptostracon* Binney. Costa Rica.

45. Fam. ***Helicidae.***

1. Unterfam. *Helicellinae* (Fig. 555).
   1. Gattung. *Helicella* Fér. Mittel- und S.-Europa, Vorderasien, Kaukasien, N.-Afrika, Abessynien, Somali.
   2. Gattung. *Cochlicella* (Fér.) Risso. Mittelmeerländer, atlant. Küsten von Portugal bis S.-England.
   3. Gattung. *Leucochroa* Beck. Mittelmeerländer (aber nicht Balkan, Griechische Inseln, Klein-Asien), Syrien, N.-Afrika, Kanaren.
   4. Gattung. *Monilearia* Mousson. Kanaren.
2. Unterfam. *Geomitrinae* (Fig. 555).
   1. Gattung. *Geomitra* Swains. Madeira.
   2. Gattung. *Plebecula* Lowe. Madeira.
3. Unterfam. *Fruticicolinae* (Fig. 555).
   1. Gattung. *Fruticicola* Held. Europa, Balkan, Kaukasus, Algier, Abessynien.
   2. Gattung. *Semifruticicola* Wgn. Balkan.
   3. Gattung. *Hygromia* Risso. W.-Europa, ? Sibirien, O.-Kanada (verschleppt).
   4. Gattung. *Monacha* Fitz. Europa, N.-Afrika.
   5. Gattung. *Fruticocampylaea* Kob. Kaukasus.
   6. Gattung. *Pyrenaearia* Hesse. Pyrenäen.
   7. Gattung. *Euomphalia* Wstld. Mittel-, N.- und O.-Europa, Kaukasus.
   8. Gattung. *Circassina* Hesse. Kaukasus.
   9. Gattung. *Metafruticicola* Iher. Griechische Inseln, Klein-Asien, Syrien.
   10. Gattung. *Ciliella* Mousson. Alpenländer, ? Kalabrien.
   11. Gattung. *Theba* Risso. Europa, Vorderasien, Ägypten.
   12. Gattung. *Chilanodon* Wstld. Sibirien.
4. Unterfam. *Helicodontinae* (Fig. 554).
   1. Gattung. *Helicodonta* Fér. Mittel- u. S.-Europa, Klein-Asien.
   2. Gattung. *Drepanostoma* Porro. Oberitalien.
   3. Gattung. *Soosia* Hesse. Banat, N.-Serbien.
   4. Gattung. *Trissexodon* Pils. Pyrenäen, S.-Spanien.
   5. Gattung. *Caracollina* Beck. Mittelmeerländer.
   6. Gattung. *Oestophora* Hesse. Spanien, NW.-Afrika.
   7. Gattung. *Mastigophallus* Hesse. Pyrenäen.
   8. Gattung. *Canariella* Hesse. Kanaren.

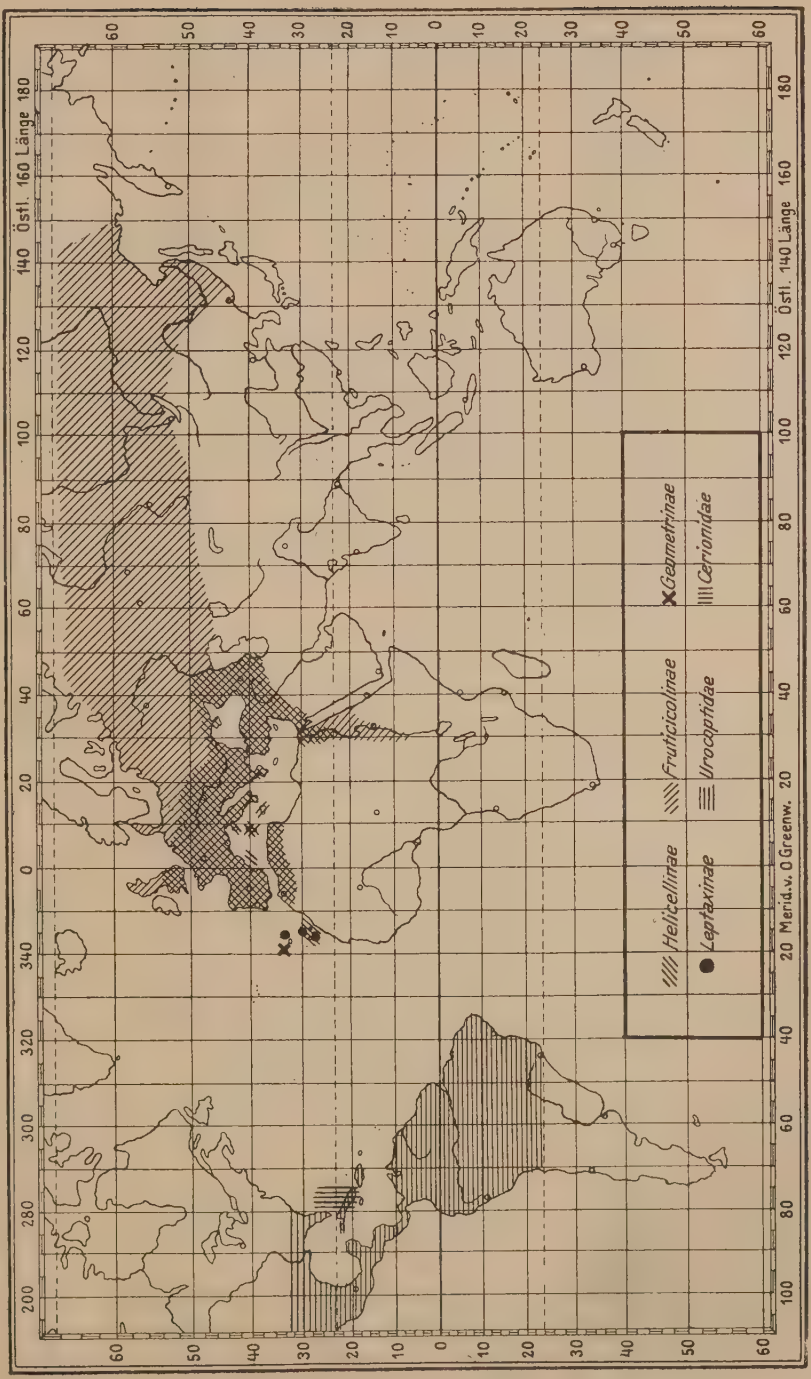

Helicellinae
Leptaxinae
Fruticicolinae
Urocoptidae
Geomitrinae
Cerionidae
Östl. 160 Länge 180
Östl. 140 Länge 160
20 Merid.v. O Greenw.

Fig. 555.

5. Unterfam. *Campylaeinae* (Fig. 550).
   1. Gattung. *Elona* Adams. W.-Pyrenäen.
   2. Gattung. *Campylaea* Beck. Balkan, Italien, Sizilien, N-Afrika, (Kabylie).
   3. Gattung. *Helicigona* (Fér.) Risso. Europa (oft verschleppt).
   4. Gattung. *Cylindrus* Fitz. O.-Alpen-Gebiet.
   5. Gattung. *Vidovicia* Brus. N.-Dalmatien.
   6. Gattung. *Isognomostoma* Fitz. Pyrenäen, Alpen bis Siebenbürgen.

6. Unterfam. *Murellinae* (Fig. 554).
   1. Gattung. *Murella* Pfr. Westl. Mittelmeerländer.
   2. Gattung. *Opica* Kob. Italien.
   3. Gattung. *Marmorana* Hartm. Italien, Sardinien, Korsika.
   4. Gattung. *Thyrrheniberus* Kob. u. Hesse. Sardinien. Toskana.

7. Unterfam. *Helicinae* (Fig. 550).
   1. Gattung. *Euparypha* Hartm. Westl. Mittelmeerländer, Atlantische Küste von Spanien, Frankreich, SW.-England, Irland, Kanaren, Madeira.
   2. Gattung. *Massylaea* Wstld. N.-Afrika von Tunis an westwärts.
   3. Gattung. *Atlasica* Pall. W.-Marokko.
   4. Gattung. *Iberellus* Hesse. Balearen, ? N.-Spanien.
   5. Gattung. *Allognathus* Pils. NO.-Spanien, S.-Frankreich.
   6. Gattung. *Iberus* Mont. S.-Spanien.
   7. Gattung. *Rossmaessleria* Hesse. N.-Marokko, Gibraltar.
   8. Gattung. *Eobania* Hesse. Mittelmeerländer.
   9. Gattung. *Otala* Schum. (= *Archhelix*). N.-Afrika, Kanaren, Spanien, S.-Frankreich, Korsika.
   10. Gattung. *Pseudotachea* Bttg. Mittelmeerküste von Valencia bis zum französisch-italienischen Grenzgebiet.
   11. Gattung. *Cepaea* Held. (= *Tachea*). Europa (aber nicht im südl. Balkan und in S.-Italien), NW.-Marokko.
   12. Gattung. *Macularia* Alb. See-Alpen.
   13. Gattung. *Maurohelix* Hesse. Algier.
   14. Gattung. *Tacheocampylaea* Pfr. Korsika, Sardinien.
   15. Gattung. *Codringtonia* Kob. Griechenland, Jonische Inseln, Korfu.
   16. Gattung. *Isaurica* Kob. Südl. Klein-Asien.
   17. Gattung. *Levantina* Kob. Vorderasien, Kaukasien, NW.-Persien.
   18. Gattung. *Tacheopsis* C. Bttg. NW.-Klein-Asien.
   19. Gattung. *Caucasotachea*. C. Bttg Kaukasus, Persien.
   20. Gattung. *Helix* L. Europa, Vorderasien, Kaukasien, N.-Persien, N.-Afrika.

21. Gattung. *Eremina* Pfr. N.-Afrika.
22. Gattung. *Hemicycla* Swains. Kanaren, S.-Marokko.

8. Unterfam. *Leptaxinae.*
1. Gattung. *Leptaxis* Lowe. Madeira, Kapverden.

46. Fam. ***Ariophantidae*** (Fig. 556).

1. Unterfam. *Ariophantinae.*
1. Gattung. *Ariophanta* Desm. Indien, Ceylon, Nikobaren, SO.-Asien.
2. Gattung. *Indrella* Gdw.-Aust. Malabar.
3. Gattung. *Ravana* Gdw.-Aust. Ceylon.
4. Gattung. *Euplecta* Spr. Indien, Ceylon, Philippinen.
5. Gattung. *Ratnadvipia* Gdw.-Aust. Ceylon.
6. Gattung. *Rhysota* Alb. Philippinen, Molukken, Neu-Guinea.
7. Gattung. *Trochomorpha* Alb. SO.-Asien, Malaiische Halbinsel, Malaiischer Archipel, Neu-Guinea.
8. Gattung. *Hemiplecta* Alb. Hinterindien, Malaiischer Archipel, Neu-Guinea.
9. Gattung. *Xesta* Alb. S.-Asien, Malaiischer Archipel, Madagaskar.
10. Gattung. *Erepta* Alb. Maskarenen.

2. Unterfam. *Macrochlamyinae.*
1. Gatttung. *Macrochlamys* Bens. S.- und SO.-Asien, Malaiischer Archipel, Australien.
2. Gattung. *Parvatella* Gdw.-Aust. W.-Himalaya-Gebiet, Kaschmir.
3. Gattung. *Euaustenia* Cockll. Himalaya-Gebiet.
4. Gattung. *Syama* Gdw.-Aust. W.-Himalaya.
5. Gattung. *Khasiella* Gdw.-Aust. Nördl. Hinterindien.
6. Gattung. *Oxytes* Pfr. Nördl. Hinterindien.
7. Gattung. *Bensonia* Pfr. S.-Asien, Philippinen.
8. Gattung. *Dalingia* Gdw.-Aust. N.-Indien (Sikkim).
9. Gattung. *Taphrospira* Bens. Nördl. Hinterindien.
10. Gattung. *Trochonanina* Mousson. Afrika.
11. Gattung. *Hamya* Bgt. Afrika.
12. Gattung. *Euconulus* Reinh. (Fig. 556). N.-Kontinente, Venezuela.

3. Unterfam. *Helicarioninae.*
1. Gattung. *Helicarion* Fér. S.- und O.-Asien, Malaiischer Archipel, Neu-Guinea, Afrika.
2. Gattung. *Cryptaustenia* Cockll. N.-Indien.
3. Gattung. *Eurychlamys* Gdw.-Aust. S.-Indien, Ceylon.
4. Gattung. *Austenia* Nevill. Indien.
5. Gattung. *Girasia* Gray. Indien.

6. Gattung. *Cryptogirasia* Cockll. Indien (Anghami, Nago Hills).
7. Gattung. *Mariaëlla* Gray. Seyshellen, Ceylon, Indien, Philippinen.
8. Gattung. *Pseudaustenia* Cockll. S.-Indien, Travankore.
9. Gattung. *Cryptosoma* Theob. Hinterindien, S.-China, Hongkong.
10. Gattung. *Gymnarion* Pils. Kongo-Gebiet.
11. Gattung. *Mesafricarion* Pils. Kongo-Gebiet.
12. Gattung. *Africarion* Gdw.-Aust. NO.- und O.-Afrika, Indien.
13. Gattung. *Parmarion* Srth. Hinterindien, S.-China, Java.
14. Gattung. *Microparmarion* Srth. Java, Borneo.
15. Gattung. *Collingea* Srth. Borneo, Java.
16. Gattung. *Parmacochlea* Smith. Australien.
17. Gattung. *Damyantia* Issel. Borneo.
18. Gattung. *Wiegmannia* Collg. Borneo.
19. Gattung. *Isselentia* Collg. Borneo.
20. Gattung. *Thapsia* Alb. Afrika.

4. Unterfam. *Durgellinae.*
   1. Gattung. *Durgella* Blanf. Indien, Hinterindien, Andamanen.
   2. Gattung. *Ibycus* Heyn. N.-Indien (Sikkim).
   3. Gattung. *Satiella* Gdw.-Aust. S.-Indien.
   4. Gattung. *Myotesta* Collg. Tonkin.
5. Unterfam. *Sophininae.*
   1. Gattung. *Sophina* Bens. Malaiische Halbinsel (Tenasserim).
6. Unterfam. *Ledoulxiinae.*
   1. Gattung. *Ledoulxia* Bgt. N.- und Zentral-Afrika, S.-Indien, Ceylon.
   2. Gattung. *Trochozonites* Pfr. Afrika.
7. Unterfam. *Sitalinae.*
   1. Gattung. *Kaliella* Blanf. SO.-Asien, Malaiischer Archipel, Maskarenen, Madagaskar, S.- und SW.-Afrika, Hawaii-Inseln.
   2. Gattung. *Sitala* Adams. O.- und S.-Asien, Nikobaren, Andamanen, Philippinen, O.-Afrika, ? Australien.
8. Unterfam. *Peltatinae.*
   1. Gattung. *Peltatus* Gdw.-Aust. S.-Afrika.
   2. Gattung. *Kerkophorus* Gdw.-Aust. S.-Afrika.
   3. Gattung. *Microkerkus* Gdw.-Aust. S.-Afrika.
   4. Gattung. *Andrarion* Gdw.-Aust. Transvaal.
9. Unterfam. *Ariophantinae.* Unsicherer Zugehörigkeit.
   1. Gattung. *Koratia* Gdw.-Aust. Siam.
   2. Gattung. *Moaria* Chap. W.-Afrika.
   3. Gattung. *Bloyetia* Bgt. NO.-Afrika.
   4. Gattung. *Thomeonanina* Germ. San Thomé.

5. Gattung. *Sakiella* Gdw.-Aust. Hinterindien.
6. Gattung. *Holkeion* Gdw.-Aust. Burma, Siam, Moulmein.
7. Gattung. *Sesara* Alb. Burma, W.-Siam.
8. Gattung. *Rahula* Gdw.-Aust. O.-Himalaya, Arakan.
9. Gattung. *Sarama* Gdw.-Aust. S-Sikkim (Indien).
10. Gattung. *Sarika* Gdw.-Aust. Tenasserim bis Siam.
11. Gattung. *Haughtonia* Gdw.-Aust. Andamanen,
12. Gattung. *Staffordia* Gdw.-Aust.. Dafla Hills (Indien).
13. Gattung. *Dyakia* Gdw.-Aust. Tenasserim, Borneo.
14. Gattung. *Microcystina* Mörch. S.- und SO.-Asien, ? Melanesien.
15. Gattung. *Guppya* Mörch. S.-Amerika bis südl. N.-Amerika.

Die von Preston aufgestellten Genera: *Gudeella, Elgonella, Burungaella, Blayneyella, Larogiella, Nakuruella, Urguessella, Percivalia, Faloonella* sind alle von Afrika.

Diepenheimia und *Wilhelminaia* von den Molukken.

Preston's Gattungen: *Allenoconcha, Greenwoodoconcha, Roybellia, Quintalia, Mathewsoconcha, Belloconcha, Iredaleoconcha, Pittoconcha, Macgillivrayella, Johannesoconcha* alle von den Norfolk-Inseln.

Irenella Gude und *Liardetia* Gude. Fiji-Inseln.

Propebloyetia Germ. Madagaskar.

Bathia Robs. und *Methvenia* Robs. Madagaskar.

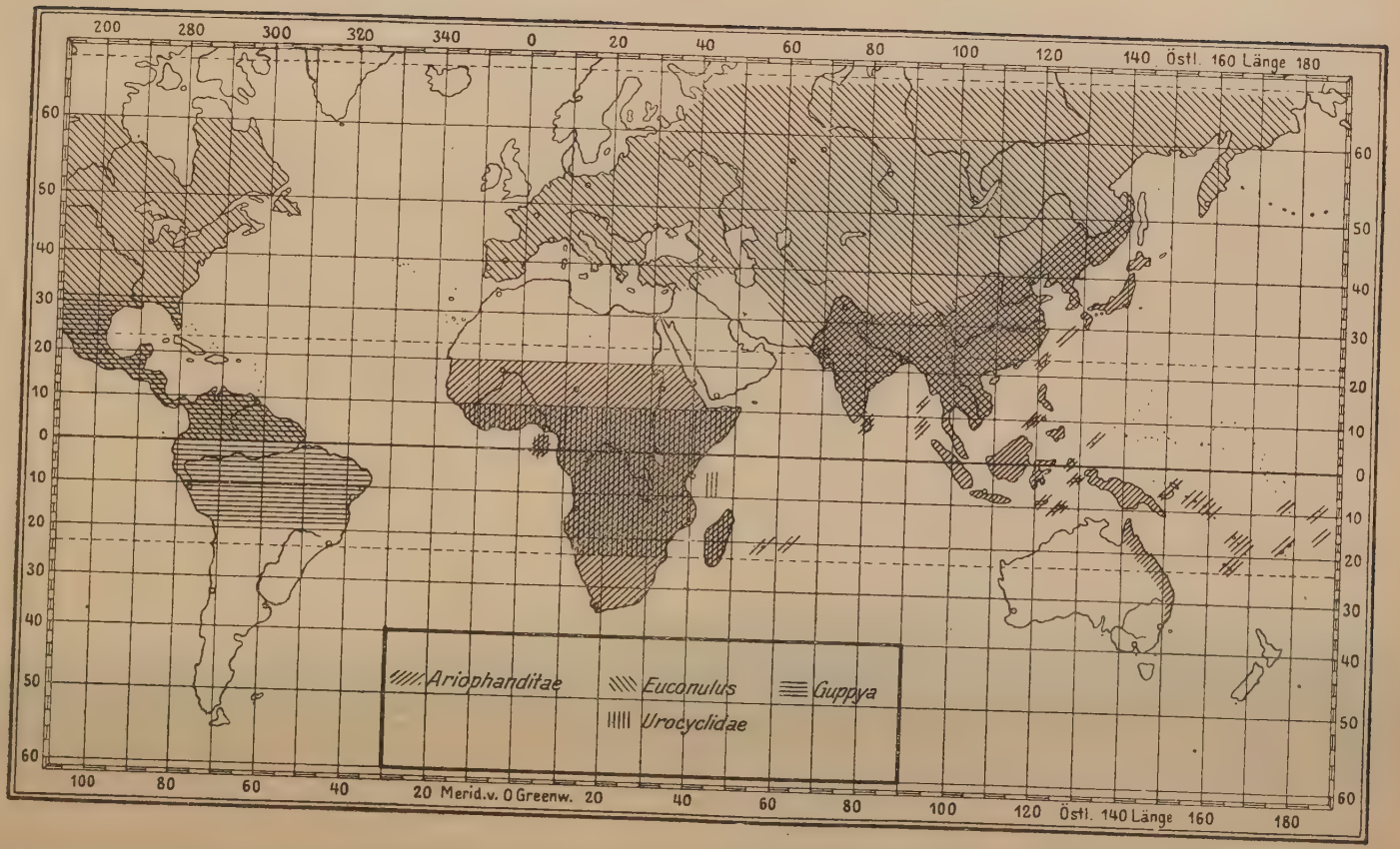
47. Fam. ***Urocyclidae*** (Fig. 556).

1. Gattung. *Leptichnus* Srth. Deutsch-Ost-Afrika.
2. Gattung. *Aspidelus* Morelet. Goldküste Kamerun.
3. Gattung. *Atoxon* Srth. O.-Afrika, Kongo.
4. Gattung. *Dendrolimax* Heyn. Goldküste, Togo, Kamerun, Prinzeninsel, San Thomé.
5. Gattung. *Buettnerella* Srth. Kongo-Gebiet.
6. Gattung. *Bukobia* Srth. O.-Afrika, Kongo, Togo, Kamerun, San Thomé, Prinzeninsel.
7. Gattung. *Urocyclus* Gray. Afrika (östl. u. südl.), Madagaskar, Komoren.
8. Gattung. *Trichotoxon* Srth. O.-Afrika.
9. Gattung. *Phaneroporus* Srth. Tanganyika.
10. Gattung. *Microcyclus* Srth. Ruwenzori, Togo.
11. Gattung. *Varania* Srth. Kamerun.
12. Gattung. *Kirkia* Poll. Mozambique.

48. Fam. ***Paryphantidae.***

1. Gattung. *Natalina* Pils. S.-Afrika.
2. Gattung. *Rhytida* Alb. Australien, Tasmanien, Neu-Seeland, Polynesien, Neu-Kaledonien, Neu-Guinea, Molukken, Salomonen, S.-Afrika.

Fig. 556.


200 280 300 320 340 0 20 40 60 80 100 120 140 Östl. 160 Länge 180
60 50 40 30 20 10 0 10 20 30 40 50 60
100 80 60 40 20 Merid. v. 0 Greenw. 20 40 60 80 100 120 Östl. 140 Länge 160 180
Ariophanditae
Euconulus
Guppya
Urocyclidae

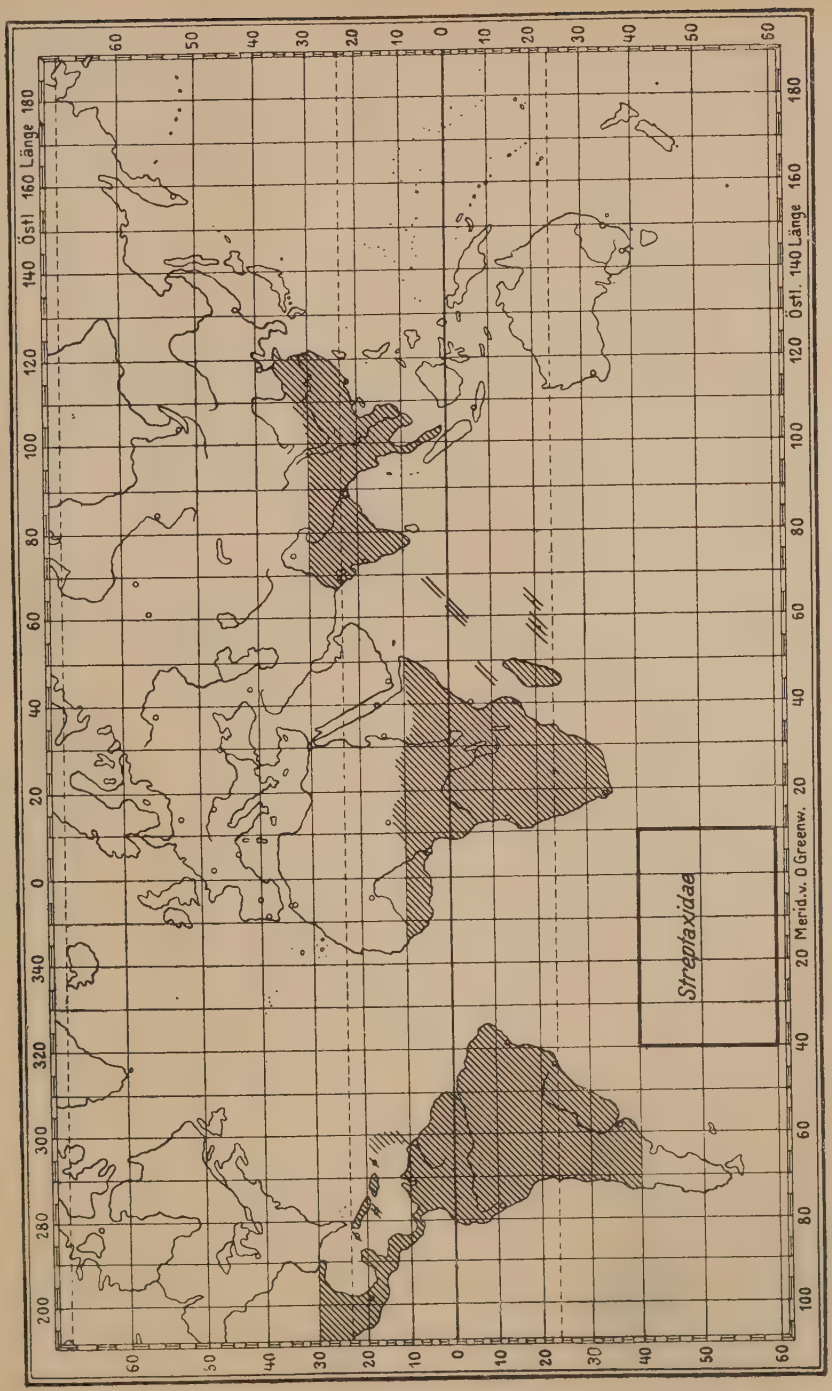


Fig. 557.

3. Gattung. *Paryphanta* Alb. Neu-Seeland, Australien, Tasmanien, Neu-Guinea.
4. Gattung. *Schizoglossa* Hedley. Neu-Seeland.
5. Gattung. *Delos* Hutton. Neu-Seeland, Tasmanien, Australien.
6. Gattung. *Diplomphalus* Cr. u. Fisch. Neu-Seeland, Australien, Neu-Kaledonien.

49. Fam. ***Aperidae*** (Fig. 551).
1. Gattung. *Apera* Heyn. S.-Afrika.

50. Fam. ***Streptaxidae*** (Fig. 557).
1. Gattung. *Artemon* Beck. S.-Amerika.
2. Gattung. *Martinella* Jouss. S.-Amerika (Ekuador).
3. Gattung. *Streptaxis* Gray. S.-Amerika, Afrika, Seychellen, S.-Asien.
4. Gattung. *Priodiscus* Mts. Komoren, Seychellen.
5. Gattung. *Imperturbatia* Mts. Mahé, Silhouette.
6. Gattung. *Tonkinia* Mab. Tonkin.
7. Gattung. *Tayloria* Bgt. O.-Afrika.
8. Gattung. *Gonaxis* Taylor. Afrika.
9. Gattung. *Odontartemon* Pfr. S.-Amerika, S.-Asien, Philippinen.
10. Gattung. *Haploptychius* Mlldff. S.-Asien, Celebes, Nikobaren, Andamanen.
11. Gattung. *Edentulina* Pfr. Afrika, Seychellen, Madagaskar, Komoren.
12. Gattung. *Gibbus* Mont. Maskarenen, Seychellen, Madagaskar.
13. Gattung. *Gulella* Pfr. Afrika.
14. Gattung. *Ptychotrema* Mörch. (= *Ennea*). O.- und S.-Asien, Seychellen, Maskarenen, Afrika, Antillen.
15. Gattung. *Streptostele* Dohrn. Afrika, San Thomé, Prinzeninsel.
16. Gattung. *Ischnostele* C. Bttg. u. Haas. O.-Afrika.
17. Gattung. *Varicostele* Pils. Belg. Kongo.
18. Gattung. *Scolodonta* Döring. S.-Amerika, Zentral-Amerika.
19. Gattung. *Rectartemon* Baker. Venezuela.
20. Gattung. *Austroselenites* Kob. S.- und Mittel-Amerika, Antillen.
21. Gattung. *Drepanostomella* Bgt. Nördl. S.-Amerika, Mittel-Amerika.
22. Gattung. *Tamayoa* Baker. Venezuela.
23. Gattung. *Miradiscops* Baker. Venezuela.
24. Gattung. *Ridleya* Ancey. Fernando Noronha.
25. Gattung. *Entodina* Ancey. Ekuador, Brasilien.
26. Gattung. *Guestieria* Crosse. Kolumbien, Bolivien, Ekuador.

2. Vertikale Verbreitung.

Eine Ungleichheit, wie wir sie bei der horizontalen Verbreitung kennenlernten, macht sich nun auch in vertikaler Richtung geltend, mit anderen

Worten: die hypsometrische Verbreitung ist ebenfalls ungleich. Allerdings sind hier unsere Kenntnisse weit unsicherer als bei der regionalen Verteilung. In erster Linie liegt das natürlich an einem Mangel diesbezüglicher Untersuchungen. Dazu kommt, daß, besonders in außereuropäischen Gebieten, meist nicht systematisch gesammelt worden ist. Relativ am besten noch sind wir über Teile der Alpen unterrichtet. Daß wir aber auch dort noch weit entfernt sind, allgemein Gültiges aussagen zu können, mag nur ein Beispiel zeigen. Bollinger*) schreibt für *Hyalinia depressa*: „Die Isohypse von 1000 m scheint sie nicht zu überschreiten." Aber schon wenig später gibt Piaget**) die gleiche Art im Val Ferret aus 1200—1600 m Höhe an. So wird es verständlich, wenn im folgenden nicht mehr als einige allgemeine Angaben gemacht werden können.

Es ist bekannt, daß die obere Grenze der Lebensfähigkeit für Pulmonaten in den einzelnen Kontinenten recht verschieden ist. Während in Europa diese Grenze bei etwa 2700—3000 m liegt, ist sie in Amerika etwa 5000 m und in Asien wahrscheinlich noch etwas höher. Die Ursache dieses verschiedenartigen Verhaltens liegt klar. In den Alpen haben wir oberhalb von 3000 m ewigen Schnee, d. h. für Pulmonaten unbewohnbares Gebiet, in den südamerikanischen Anden sind Höhen von 5000 m nur vorübergehend mit Schnee bedeckt. So sind also die Höhengrenzen in erster Linie durch die Eisverhältnisse festgelegt. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß so nahe der Grenzen der Lebensfähigkeit nur eine individuen- und artenarme Fauna existiert. Je weiter wir der Ebene zukommen, desto größer wird die Arten- und Individuenzahl. Es müssen sich also spezifische Höhengrenzen finden und damit gewisse hypsometrische Regionen aufstellen lassen, die aber eben für die verschiedenen Gebirge bzw. Faunengebiete ganz verschieden ausfallen müssen. Eine große Unsicherheit besteht nun schon hier, nämlich wie und wo solche Grenzlinien gezogen werden sollen. Fischer (Manuel de Conchyliologie) gliedert fast nur rein zahlenmäßig. So gibt er für Pyrenäen, Alpen und Auvergne folgende 4 Zonen an:

1. 0—1000 m.
2. 1000—1500 m.
3. 1500—2000 m.
4. 2000—2600 m (als oberste Grenze).

Für die Kabylie (Marokko) gibt er 3 Zonen an:

1. 130— 700 m, Zone der Eschen, Oliven und Granatbäume.
2. 700—1200 m, Zone der Eichen und Pinien.
3. 1200—2381 m, Zone der Zedern (1200—1800) und des Rasens (1800—2200).

Hier liegt schon ein etwas anderer Einteilungsgrund vor. Noch anders wird die Höhengliederung für Amerika gegeben. In Peru und Bolivien gliedert Fischer 5 und in Ekuador nach Morelet 4 Zonen, wie folgt:

*) Bollinger, G., Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung. — Dissert. Basel, 1909.

**) Piaget, J., Malacologie alpestre. — Rev. Suisse Zool., XXI, 1913.

Peru und Bolivien	m	Ekuador	m
1. Maritime Region . . .	0— 600	Flachland	0— 400
2. Region der Montaña .	600—1500	Gebiete mittlerer Erhebung	500—1500
3. Gemäßigte Region . .	1500—2500	Hochland	2000—2800
4. Kalte Region	2500—3500	Gebirge	über 2800
5. Schneeregion	3500—5000		

Hier ist die Temperatur in den Vordergrund gerückt, und damit ein Punkt, der bei der Beurteilung der Frage zweifellos eine wichtige Rolle spielt, und zwar direkt und indirekt, insofern durch sie die Existenz der Nahrung der Schnecken (Pflanzen usw.) bedingt wird. Wenn nun auch in weiteren Grenzen diese Temperaturzonen mit Höhenzonen parallel gehen, so werden sie wohl kaum absolut zusammenfallen, d. h. es spielt die absolute Höhe dabei eine geringere Rolle. Dies mögen ein paar Beispiele zeigen, die Økland*) für norwegische Pulmonaten anführt:

Vitrina pellucida
Euconulus fulvus
Arion subfuscus

} in Südnorwegen bis 1250 m, in Finmarken (69° 45′) bis 600 m

Unter diesem Gesichtspunkt versucht in neuerer Zeit Piaget für einen Teil der Schweiz (Vallon des Plans, Val Ferret, Val de Nendaz, Val d'Hérens, Leukerbad) eine Zoneneinteilung. Er scheidet 6 Regionen, für die er jeweils Charakterschnecken angibt, wie folgt:

1. Untere Region der Täler (die im allgemeinen 1200 m nicht übersteigt).

Arion empiricorum . . .	(bis 1450 m)	*Succinea oblonga*	(bis 1350 m)
Arianta arbustorum . . .	(„ 1400 „)	*Succinea pfeifferi*	(„ 1300 „)
Vallonia pulchella . . .	(„ 655 „)	*Lymnaea stagnalis* . . .	(„ 490 „)
Tachea sylvatica	(„ 1500 „)	*Lymnaea palustris* . . .	(„ 490 „)
Tachea nemoralis	(„ 1200 „)	*Physa hypnorum*	(„ 490 „)
Xerophila candidula . . .	(„ 1200 „)	*Planorbis contortus* . . .	(„ 490 „)
Xerophila obvia	(„ 1510 „)	*Planorbis marginatus* . .	(„ 490 „)
Pupilla muscorum . . .	(„ 1400 „)	*Planorbis complanatus* . .	(„ 490 „)
Pupilla triplicata	(„ 1300 „)	*Planorbis crista*	(„ 490 „)
Isthmia muscorum . . .	(„ 1300 „)	*Eulota fruticum* (typ) . . .	(„ 1400 „)

2. Untere Region der Wälder (etwa die gleiche Höhenlage wie die vorige).

Hyalinia villae	(1200 m)	*Chilotrema lapicida* . . .	(bis 1400 m)
Fruticicola strigella . . .	(bis 1700 „)	*Sphyradium edentulum* . .	(„ 1500 „)
Patula rotundata	(„ 1800 „)	*Tachea hortensis*	(„ 1100 „)
Isognomostoma personatum .	(„ 1600 „)	*Helicodonta obvoluta* . . .	(„ 1500 „)
Fruticicola incarnata . .	(„ 1200 „)	*Vertigo pygmaea*	(„ 1300 „)
Acanthinula aculeata . . .	(„ 1500 „)	*Fruticicola villosa* . . .	(„ 1250 „)
Clausilia parvula	(„ 1500 „)	*Clausilia ventricosa* . . .	(„ 1600 „)

*) Økland, F., Die Verbreitung der Landgastropoden Norwegens. — Skrift. Norsk. Videnskap. Akad. Oslo, I, 1925.

3. Obere Region der Wälder (im allgemeinen zwischen 1200—1350 und 1800—2200 m).

Vitrina elongata var. *sapinea* . . (1300—2200 m)
Hyalinia depressa . . . . . (1200—1600 „)
Hyalinia nitens var. *dutaillyana* . (1200—2200 „)
Hyalinia radiatula var. *petronella* (1150—1850 „)
Patula ruderata . . . . . (1200—2200 „)
Vertigo alpestris . . . . . (1150—2467 „)
Vertigo arctica . . . . . (bis 1700 „)
Helicodonta holoserica . . . . (1000—2200 „)
Balea perversa var. *vitrina* . . (1200—1300 „)
Clausilia fimbriata . . . . . (1100—1600 „)
Clausilia cruciata var. *alpestris* . (1200—1700 „)

4. Obere Region der Täler (die Sohlen der Seitentäler etwa von 1000—1200 m bis zu den Wäldern, die sie meistens von der folgenden Region trennen).

Arianta arbustorum var. *alpicola* (1200—2481 m)
Tachea sylvatica var. *montana* . (1200—2481 „)

Im übrigen besonders charakterisiert durch die Abwesenheit der typischen *Arianta* und *Tachea* und der meisten der für die erste Region charakteristischen Schnecken.

5. Alpine Region (das Gebiet der Weiden und Almen oberhalb der Wälder, sowie der Felsen und geringeren Höhen ohne ewigen Schnee, etwa 2300—2800 m).

Agriolimax agrestis . . . . . (2200 m)
Limax tenellus . . . . . (2100 „)
Vitrina pellucida var. *alpina* . . (2900 „)
Arianta arbustorum var. *alpicola* . (2000—2481 m)
Tachea sylvatica var. *montana* . (2481 m)
Cochlicopa lubrica var. *minima* . (2481 „)
Vitrina diaphana . . . . . (2481 „)
Euconulus fulvus . . . . . (2481 „)
Zonitoides nitidus . . . . . (2000 „)
Arion subfuscus . . . . . (2000—2735 m)
Punctum pygmaeum . . . . . (2481 m)
Pyramidula rupestris . . . . . (2400—2900 m)
Fruticicola sericea . . . . . (2481 m)
Vertigo alpestris . . . . . (2467 „)
Pupa secale var. *minor* . . . . (2467 „)
Pupilla alpicola . . . . . (2735 „)
Clausilia dubia var. *alpicola* . . (2467 „)
Lymnaea peregra . . . . . (2150 „)
Lymnaea truncatula . . . . . (2200 „)

6. Subnivale Region (Gebiete mit Schnee und Eis, mit geringer Moränenvegetation).

Vitrina nivalis . . . . . (2800 m)
Vitrina pellucida var. *alpina* . . (2900 „)
Campylaea foetens . . . . . (1350—2700 m)
Arion subfuscus . . . . . (2735 m)

Die in Klammern beigefügten Höhenangaben zeigen, daß die Regioneneinteilung mit den Höhenlagen nur undeutlich parallel geht. Im allgemeinen sind Piaget's Höhenangaben größer als die von Bollinger; doch gibt auch letzterer bisweilen höhere an, z. B. *Hyalinia pura* bis 2250, *Crystallus diaphanus* bis 2430, *Fruticicola edendula* bis 2000, *F. villosa* bis 1630 (in Tirol bis 2000). Wieder wird deutlich, daß die Höhe an sich nicht maßgeblich ist, es kommen wohl lediglich die Lebensverhältnisse in Betracht. Inwieweit Piaget's Einteilung, die ja zunächst nur für ein eng begrenztes Gebiet gilt, auch für andere Orte Anwendung finden könnte, müßten erst weitere Untersuchungen ergeben.

Es wird nicht weiter wundernehmen, wenn gerade die Arten, die in den Alpen mit am höchsten gehen, auch in Norwegen nach Økland mit am weitesten nach Norden vordringen, z. B.

	Alpen	Norwegen
Vitrina pellucida	bis 2900 m	bis 69° 45′ N
Euconulus fulvus	„ 2900 „ *)	„ 69° 45′ N
Pyramidula ruderata . . .	„ 2900 „	„ fast 71° N
Vertigo alpestris	„ 2500 „	„ 70° N
Arion subfuscus	„ 2900 „	„ 70° N

Die Lebensgebiete hoch in den Alpen sind ja in vielen denen hoch im Norden sehr ähnlich. Und wenn v. Martens sagt, daß die Abnahme der Schnecken an Arten, Individuen und Größe von Mitteleuropa nach Norden ganz ähnlich ist der, die, vom Voralpengebiet ausgehend, bis zur Grenze des ewigen Eises zu beobachten ist, so kann man ihm im Prinzip nur recht geben.

Und was wir hier für einen Teil der Alpen fanden, gilt ohne Zweifel prinzipiell auch für die gesamten Alpen und weiterhin für die gesamte Erde. Überall werden Temperatur und Lebensbedingungen maßgebend sein für die Hypsometrie eines Gebietes. Noch ein Beispiel mag zeigen, daß die eben angeführte Annahme wohl zu Recht besteht. Es ist bekannt, daß die Zahl der Süßwasserarten prozentual zunimmt, je mehr wir uns der Ebene nähern. Eine Erklärung hierfür ist nicht schwer. In den rasch fließenden, oft reißenden Gewässern der Berge ist für die Tiere kein günstiger Lebensraum, sie würden hinweggeschwemmt werden. Anders in dem langsameren Gefälle der Ebene.

*) Nach Piaget, J., Introduction à la Malacologie Valaisanne. — Bull. Murithienne, XL, 1919.

B. Verschleppung.

Die Verbreitungsgebiete, wie sie im vorstehenden kurz angegeben wurden, gestalten sich recht verschiedenartig. Neben kosmopolitischen Gattungen finden sich solche, die nur ein ganz eng begrenztes Gebiet bewohnen. Daneben aber finden sich auch manche, die eine bemerkenswerte Diskontinuität in ihren Wohnorten zeigen. Ich habe schon vereinzelt darauf hingewiesen, daß Verschleppung für eine Erklärung anzunehmen ist. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß es oftmals nur sehr schwer festzustellen ist, ob wirklich Verschleppung vorliegt. Das gilt natürlich ganz besonders für Gebiete, die auch heute noch unvollkommen durchforscht sind. Es ist hier einfach unmöglich, alle Fälle von Verschleppung anzuführen; doch sollen eine Reihe von Beispielen zeigen, welche Mittel für eine passive Verbreitung in Frage kommen.

Die Lebensweise ganz allgemein spielt für eine Verschleppung eine wichtige Rolle. Die im Wasser oder dicht am Ufer lebenden Arten (Succineen, Oxychilen u. a.) können bei Überschwemmungen weit stromab geführt werden. So finden wir im Unterlauf des Nils durchaus afrikanische Typen, während sonst die ägyptische Molluskenfauna einen mehr europäisch-asiatischen Charakter trägt. Auf den zur Regenzeit ungeheuer anschwellenden und reißenden Strömen der Tropen können auf den dann nicht selten losgelösten, großen Erdmassen, den schwimmenden Inseln, mitsamt dem Bewuchs (selbst große Bäume) auch ausgesprochene Landformen weithin verschleppt werden. Ja, es ist sogar möglich, daß solche schwimmende Inseln ins Meer gelangen und durch die Drift weit hinaus und vielleicht an eine Insel getrieben werden. So werden nach Pechuel-Loesche (fide Kobelt, 1486, S. 32) die schwimmenden Inseln des Kongo mitunter bis zu den Guineainseln befördert und können mittelafrikanische Typen dorthin bringen. So mögen auch manche westindische Arten nach den Bermudas gelangt sein, wobei der Floridastrom als Transportmittel gedient hat.

Neben den Strömungen des Wassers kann wohl auch stärker bewegte Luft, besonders ein Wirbelsturm, eine Verschleppung bedingen. Es werden hiervon wohl im allgemeinen nur kleinere Formen betroffen, die zudem noch zwischen Laub leben; doch mögen gelegentlich auch größere Stücke verschleppt werden, wenn wir uns des „*Anodonta*-Regens" erinnern, der am 9. August 1892 in Paderborn Hunderte von *Anodonta* auf das Pflaster warf (vgl. Kobelt, 1486). Immerhin wird es sich hier wohl um eine Verbreitung von relativ geringer Weite handeln.

Eine weitere Möglichkeit, für Wasserschnecken vornehmlich, ist durch die Wasservögel gegeben. Es ist durchaus bekannt, daß sich in Wasserbecken, in denen sich ohne einen oberflächlichen Zufluß Regen- oder Grundwasser ansammelt, alsbald Schnecken einstellen, besonders *Radix (Lymnaea) pereger*, seltener andere Lymnaeen und Planorben. Hier kommen wohl nur Wasservögel in Betracht, die die Arten zutragen. Schon Darwin

hat ein Experiment angestellt. „Er hängte den abgeschnittenen Fuß einer Ente in ein Aquarium, das zahlreiche Schneckeneier enthielt. Binnen kurzer Zeit bedeckte sich die Schwimmhaut mit einer Menge eben ausgekrochener Schnecken, welche so fest klebten, daß sie auch nach dem Herausnehmen des Fußes haften blieben; nach 10—12 Stunden lebten noch viele davon“ (Kobelt, 1486 nach Darwin, Origin of species, p. 345). In einer solchen Zeit aber kann eine Ente sehr weite Strecken zurücklegen und die anhaftenden Schnecken in lebendigem Zustand selbst über Gebirge oder Meeresarme tragen. So hatte „Tristram in der Sahara, mindestens 100 (engl.) Meilen vom nächsten Wasser entfernt, eine durchziehende Ente“ erlegt, „welche an ihrem Fuß den noch frischen Laich einer Schnecke, wahrscheinlich einer *Succinea*, trug“ (Kobelt, 1486). Außer diesem fast berühmt gewordenen Beispiel gibt es allerdings nur noch ganz wenige direkte Beobachtungen, so daß wir die Bedeutung dieses Verbreitungsmittels nicht überschätzen dürfen, vor allem für große Strecken. Wir dürfen ja hierbei nicht vergessen, daß der Laich z. B. während eines solchen Transportes eine Zeitlang der austrocknenden Wirkung des Luftzuges ausgesetzt ist und auch Temperaturveränderungen unterworfen sein kann. Hierüber hat in letzter Zeit Neimann*) einige Versuche angestellt, indem sie Laich von *Lymnaea* und *Planorbis* während einer Eisenbahnfahrt von 32—37 km Geschwindigkeit pro Stunde und während eines Fluges von 115—117 km Geschwindigkeit pro Stunde dem Luftzug aussetzte. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß der Laich nach einer gewissen Expositionsdauer noch zur Weiterentwicklung fähig ist; doch nimmt mit der Expositionszeit die Wirkung des Luftaufenthaltes merklich zu. Der Prozentsatz der zur Entwicklung kommenden Embryonen wird immer geringer. Ein Verweilen bis etwa 75 Minuten an der Luft bleibt ohne merklichen Schaden. Außerdem sind ältere Embryonen widerstandsfähiger als jüngere; daraus geht hervor, daß eine Verschleppung von Süßwasserschnecken auf geringere Entfernungen (etwa 75—100 km) durch Wasservögel sehr wohl erfolgen kann, daß aber bei größeren Entfernungen die Möglichkeit rasch abnimmt. Für Landschnecken kommt eine solche Verbreitungsart wohl kaum in Frage.

Ungleich häufiger, wenigstens häufiger sichergestellt, ist dann eine Verschleppung durch den Menschen, und zwar sowohl absichtlich als auch unabsichtlich durch den Handel. Wir wollen beide Fälle gesondert behandeln.

a) Durch den Menschen (absichtlich). Daß Sammler immer wieder versucht haben und noch versuchen, seltene Arten in gewissen Gebieten anzusiedeln, ist allgemein bekannt. Freilich gelingt es nur sehr selten

*) Neimann, M., Gliemežu kurkulu izturiba pret izžušanu. (Experimentelles über die Widerstandsfähigkeit des Molluskenlaiches gegen Austrocknung.) — Arb. a. d. vgl. anat. Inst. Lettländ. Univ. Nr. 13, 1924.

(leichter bei Wasserschnecken), die Tiere am neuen Wohnort einzubürgern. Meist gehen die Formen schon nach kurzer Zeit wieder zugrunde. Trotzdem sind einige Beispiele gelungener Ansiedlung bekannt. *Campylaea cingulata*, die ihre Heimat in den südlichen Kalkalpen von Südostfrankreich bis in die venetianischen Berge hat, wurde angesiedelt am Staffelstein und im Ziegenfelder Tal in Oberfranken, an der Ehrenburg bei Forchheim, an Dolomitfelsen unweit Koburg und bei Dürrenberg unweit Merseburg. *Delima itala*, südlich der Alpen beheimatet, wurde nach Weinheim in Baden verschleppt und an das Heidelberger Schloß verpflanzt. Auf die gleiche Weise dürfte mit Sicherheit *Helix pomatia* aus dem mehr südlichen Heimatgebiet durch die Mönche nach der norddeutschen Ebene bis zu den Ostseeprovinzen verschleppt und in der Umgebung der Klöster und Burgen angesiedelt worden sein. Sicher wissen wir dies von der gleichen Art, die in SW.-Frankreich, jenseits der Garonne fehlt; sie wurde in den fünfziger Jahren des vorigen Jahrhunderts von Coudert bei Bordeaux angesiedelt und kommt jetzt dort sehr häufig vor. So mögen manche der bei Franzosen und Spaniern beliebten Speiseschnecken auch nach überseeischen Ländern gebracht worden sein, um sie dort anzusiedeln. Nach Fischer (Manuel) ist auf diese Weise *Helix aspersa* durch portugiesische Matrosen nach den Azoren und Brasilien, *Helix* (*Otala*) *lactea* nach Teneriffa und Montevideo gelangt. Die Einschleppung von „Escargots" (wohl *Helix aspersa*) auf den Loyalty-Inseln konnte Layard (fide Kobelt, 1486, p. 30) direkt beobachten. Die auf französischen Kriegsschiffen lebend mitgenommenen Schnecken wurden an die Konsuln verschenkt. Soweit die *Helix* nicht gegessen wurden, sind sie in den Gärten ausgesetzt worden, und schon nach wenigen Jahren verursachten die Schnecken erheblichen Schaden. Ein weiteres Beispiel bietet uns *Achatina fulica*, die einst, wohl auch als Speise, von Madagaskar aus nach Réunion und Bourbon eingeführt und in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts durch Benson in Kalkutta angesiedelt worden ist (1470, 2098). In Nordamerika endlich wurden von dortigen Konchyologen absichtlich ausgesetzt: *Cepaea nemoralis*, *C. hortensis*, *Helix aspersa* und *Stenogyra decollata* (Kobelt, 1486).

b) Durch den Handel (unabsichtlich) verschleppte Pulmonaten treffen wir weit häufiger. Es ist nicht möglich, eine vollständige Liste der Fälle anzuführen. Es soll lediglich eine Reihe von Beispielen gegeben werden, die sich wohl unschwer vermehren lassen. So mag zunächst eine Zusammenstellung folgen, die Kraepelin*) von Pulmonaten gibt, die durch den Schiffsverkehr nach Hamburg eingeschleppt wurden, und zwar mit Pflanzen und Früchten:

*) Kraepelin, K., Über die durch den Schiffsverkehr in Hamburg eingeschleppten Tiere. — Mittlg. Naturhist. Mus. Hamburg, XVIII, 1901.

Schneckenart	Heimat	Eingeschleppt aus	Eingeschleppt mit
Hyalinia electrina . .	Europa, Amerika	N.-Amerika, Kalifornien	frischen Äpfeln und tot an trockenen Aprikosen
Hyalinia spec. juv. .	—	Brasilien	Orchideen
Hyalinia banghaasi .	Brasilien	Brasilien	Pflanzen
Helicodiscus lineatus .	N.-Amerika	N.-Amerika	Farnwurzeln
Helix troostiana. . .	N.-Amerika	Texas	Selaginellen
Helix pulchella . . .	Europa, Amerika	Zentralamerika	Orchideen
Helix similaris juv. .	zirkumtropisch	Brasilien	Pflanzen
Bulimus daedaleus. .	Argentinien	Brasilien	Kakteen
Bulimus bicarinatus .	Ekuador	Brasilien	Kakteen
Stenogyra caracasensis	trop. Amerika	Brasilien	Pflanzen
Cionella lubrica. . .	Europa, Amerika	Brasilien	Pflanzen
Pupa anconostoma .	Kanaren, Azoren	Azoren	Araukarien
Succinea horticola . .	Japan	Japan	Kiefern
Succinea tolteniana .	N.-Amerika	N.-Amerika	Farnwurzeln
Agriolimax agrestis .	Deutschland	N.-Amerika	frischen Äpfeln
Agriolimax laevis . .	Deutschland	Brasilien	Orchideen
Agriolimax laevis var. *hyperboreus* . . .	Sibirien	Japan	Ahorn
Arion minimus. . .	Azoren	Azoren	Araukarien
Melampus luteus . .	O.-Asien	Singapore	Orchideen
Carychium exiguum .	N.-Amerika	N.-Amerika	Farnwurzeln

Kobelt (1486) führt weiter an *Orthalicus*-Arten, die mit Farbhölzern nach Deutschland gelangen. In dem aus Sansibar stammenden Sesamsamen finden sich fast stets zahlreiche, kleine Schnecken. *Opeas*-Arten und Verwandte werden häufig durch Zuckerrohr und Bananen verschleppt. Nach Godwin-Austen (2098) ist *Macrochlamys indica* mit Reis von Assam nach Mauritius gelangt. Ich selbst konnte kürzlich eine Vaginulide, *Leidyula occidentalis*, aus dem Baseler Museum untersuchen, die mit Bananen lebend aus Westindien nach Basel gelangt war.

Zu diesen sicher nachweisbaren Fällen kommen dann noch zahlreiche andere, bei denen eine Einschleppung durch den Handel als sicher gelten darf. So kommt im botanischen Garten von Sidney eine Vaginulide, *Meisenheimeria alte*, vor, die sonst ihre Ostgrenze etwa an den Molukken hat; sie ist sicher nach Australien mit Pflanzen eingeschleppt. Vermutlich beruht auch das Vorkommen dieser Art auf Neukaledonien auf der gleichen Ursache. Und hierher gehören dann auch Arten wie *Helix aspersa* und von den Nacktschnecken *Agriolimax agrestis*, *Amalia gagates*, *Limax maximus*, *Limax variegatus*, *Arion empiricorum*, *A. subfuscus* und *A. hortensis*,

worüber besonders Heynemann (1461) berichtet. So findet sich *Amalia gagates*, deren Heimatgebiet die Mittelmeerländer und die atlantischen Küstengebiete von Portugal bis England sind, außerdem auf den atlantischen Inseln (Azoren, Kanaren, Madeira, Ascension, Kapverden, St. Helena, Tristan d'Acunha, Bermuda), in S.-Amerika (Chile, Juan Fernandez, Uruguay, Brasilien), in N.-Amerika (fast nur an der Westküste: Vancouverinsel, Kalifornien bis Mexiko, Idaho; Pennsylvania), in S.-Afrika (Kap, Natal), in Australien (Neusüdwales, Viktoria), auf Neuseeland, auf den Hawai-Inseln (Fig. 558).

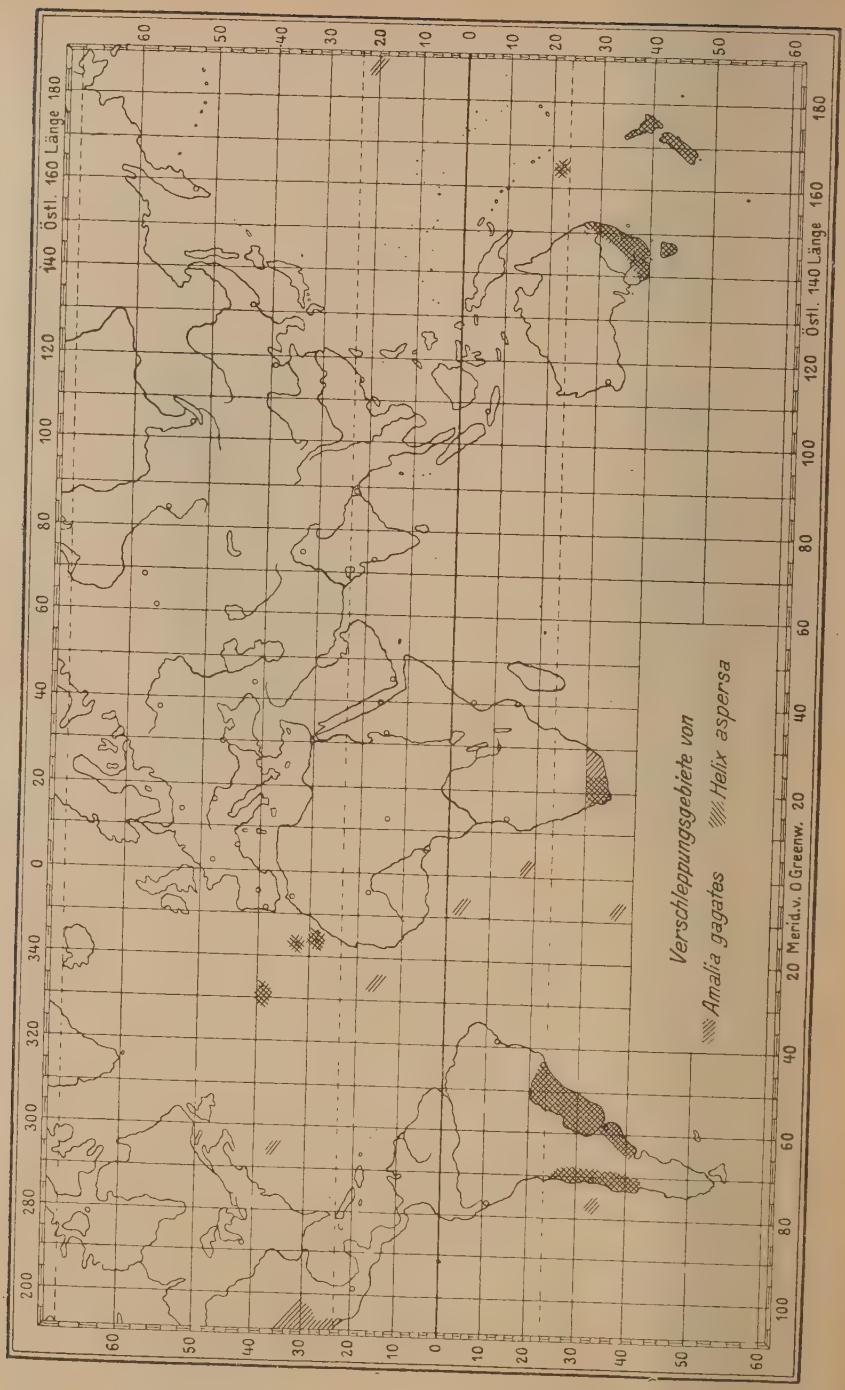
Eine noch weitere Verbreitung zeigt *Limax variegatus* (= *L. flavus*) (Fig. 559), dessen Heimat Süd- und Mitteleuropa ist. Wir wissen von dieser Art, daß sie, wenigstens in den mehr nördlichen Gebieten, so gut wie stets in Kellern und Speichern an Obst und Gemüse lebt, also schon dadurch für eine Verschleppung mehr geeignet ist als manche andere Art. Betrachten wir aber auf der Karte die außereuropäischen Fundorte, so liegen diese auf kleineren Inseln oder in der Umgebung größerer Städte, die vornehmlich Handelsstädte mit Überseehandel sind. Schon allein diese Tatsache gibt uns Anhaltspunkte genug, daß hier ganz sicher Verschleppung durch den Verkehr vorliegt. Ganz ähnliche Bilder geben uns auch Verbreitungskarten anderer solcher Formen. Für *Amalia gagates* gab ich die Fundorte schon an. Für *Helix aspersa* zählt Kobelt (1486) folgende auf:

Atlantische Inseln, N.- und S.-Amerika, S.-Afrika (Kap), Australien (Victoria, Neusüdwales), Tasmanien, Neuseeland, Neukaledonien (Fig. 558).

Nicht immer liegen die Verhältnisse so klar. Die beiden Ackerschnecken *Agriolimax agrestis* und *A. laevis* sind Kosmopoliten. Zweifellos haben sie viele Punkte, so besonders Inseln, nur durch Verschleppung erreichen können; aber in eine Anzahl auch außerpaläarktischer Gebiete könnten diese Tiere wohl aus eigener Kraft gelangt sein.

Wie schon oben gesagt, ließe sich die Zahl der Beispiele von Verschleppung unschwer vergrößern. Wenn aber nun trotz der zahlreichen Verschleppungsmöglichkeiten die Faunengebiete doch relativ scharf begrenzt bleiben und keine Verwischung eintritt, so müssen hier eben andere Faktoren einsetzen, die der passiven Verbreitung korrigierend entgegentreten. Das sind die allgemeinen Lebensbedingungen, die nicht auf der ganzen Erde gleichmäßig sind. Wenn auch etwa ein tropischer *Orthalicus* nach Hamburg oder eine westindische Vaginulide nach Basel lebend kommt, so kann sie sich dort nicht ohne weiteres einbürgern. Das Klima würde in diesem Falle das sofortige Aussterben herbeiführen. In anderen Fällen mag es wohl auch Mangel geeigneter Nahrung sein. Oft bleiben uns die Gründe noch ganz verborgen; denn mancher Sammler, der gewisse Arten glaubte, in ganz der gleichen Umgebung aussetzen zu können, wurde durch das mehr oder weniger rasche Verlöschen der Formen im neuen Wohngebiet enttäuscht.

Fig. 558.


Verschleppungsgebiete von
Amalia gagates
Helix aspersa
Merid. v. O Greenw.
Östl. 140 Länge 160
Östl. 160 Länge 180

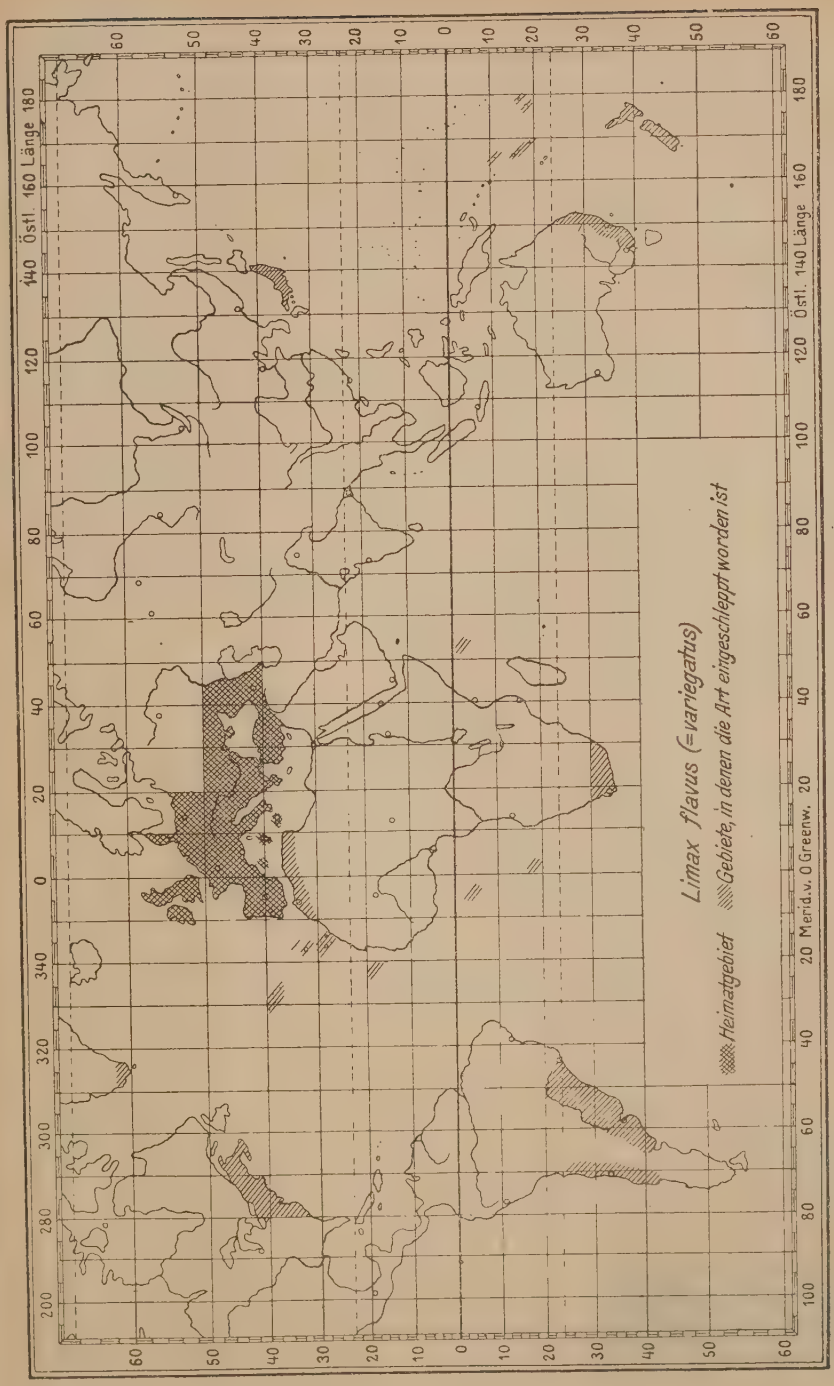

Limax flavus (=variegatus)
Heimatgebiet
Gebiete, in denen die Art eingeschleppt worden ist
20 Merid. v. O Greenw.
140 Östl. 160 Länge 180
120 Östl. 140 Länge 160

Fig. 559.

Daß dies aber nicht für alle Fälle gilt, zeigen uns eben Formen wie die genannten Nacktschnecken oder *Helix aspersa* und manche andere; sie konnten am neuen Wohngebiet Fuß fassen und sich erhalten, ja sogar rasch neuen Boden gewinnen. Schon oben (S. 1287) erwähnte ich *Helix aspersa*, die, auf den Loyalty-Inseln ausgesetzt, schon wenige Jahre später beträchtlichen Schaden anrichtete. Die *Cepaea*-Arten, die von Amerikanern in Nordamerika eingeführt wurden (s. S. 1287), haben sich heute schon über relativ große Gebiete ausgebreitet. *Achatina fulica*, die in Kalkutta etwa 1875 angesiedelt wurde (s. S. 1287), hat sich rasch eingebürgert und war, nach Godwin-Austen, etwa 25 Jahre später schon 170 Meilen von Kalkutta aus ins Innere Indiens vorgedrungen. Hier haben wir sichere Fälle, wo durch Verschleppung das Verbreitungsgebiet vergrößert worden ist. In zahlreichen anderen Fällen dürfen wir ein ähnliches vermuten.

Mousson (Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales 1890, fide Kobelt [1486]) zählt folgende europäische Arten auf, die sich alle in Australien, Tasmanien und Neuseeland akklimatisiert haben:

Radix (Lymnaea) pereger Müller (= *L. hobartonensis* Woods).
Lymnaea stagnalis L. (= *L. tasmanicus* Woods).
Paraspira (Planorbis) spirorbis Müll.
Arion empiricorum Fér.
Arion subfuscus Drap. (= *incommodus* Hutton).
„ *hortensis* Fér. (= *Milax tasmanicus* Tate).
Agriolimax agrestis L. (= *A. molestus* Hutton = *A. legrandei* Tate).
Limax maximus L.
„ *flavus* (s. *variegatus* Drap.).
Oxychilus (Hyalinia) cellarius Müll. (= *H.sydneyensis* Cox).
Zonitoides nitidus Müll.
Helix aspersa Müll.
Cepaea nemoralis L.
Helicella (Candidula) caperata Mtg.
Vallonia pulchella Müll. (= *Helix alexandrae* Cox).
Cochlicella acuta Müll.

Die obengenannten Beispiele zeigen aber auch zugleich, daß die Verschleppung allein gewissermaßen nur den Anstoß gibt, daß das größere Gebiet dann erst von der Schnecke selbst erobert worden ist, d. h. daß

C. Aktive Ausbreitung

vorliegen muß. Die fast sprichwörtlich gewordene Langsamkeit der Schnecken hat immer wieder zu der Ansicht geführt, daß eine aktive Wanderung über nur einigermaßen nennenswerte Entfernungen hin ausgeschlossen sei. Daß dem nicht so ist, zeigen uns die eben angeführten Beispiele von *Cepaea* und *Achatina*. Kobelt (1486) führt weiter Ruinen

der alten Burgen, z. B. im Taunus an. „Der Taunus mit seinen fast kalkfreien Sericiten und Quarziten ist eine der schneckenärmsten Gegenden in ganz Deutschland ...; sobald man sich aber einer Burgruine nähert, ... tritt eine an Arten wie an Individuen reiche Molluskenfauna auf ... Eine absichtliche Ansiedlung ... kann nur für die eßbare Weinbergschnecke angenommen werden; eine zufällige Einschleppung ... ist für die meisten Arten ausgeschlossen; es bleibt also nur die Annahme, daß sie durch aktive Wanderung an ihren heutigen Wohnsitz gekommen sind." Solche und ähnliche auf engerem Gebiet verstreut liegende Vorkommnisse sind wohl tatsächlich kaum anders zu erklären als durch aktive Ausbreitung; selbst wenn man für einige Verschleppung gelten lassen könnte, für alle ist es in der Regel nicht möglich. Da ist eine Bemerkung interessant, die Ricklefs (2149) macht, der auf einem Steinpfad und in seinem Garten Züge von Succineen sah, die in den Abendstunden in großer Zahl alle nach einer Richtung strebten. Das ist, soviel ich sehe, die einzige Beobachtung wandernder Schnecken. Wenn wir aber aktive Ausbreitung über kleine Entfernungen annehmen müssen, dann liegt kein Grund vor, ausgedehnte Wanderungen abzulehnen, sofern eben den Tieren kein unüberwindliches Hindernis in den Weg tritt. Solche gibt es aber in großer Menge (Flüsse, Gebirge, Wüsten, für Laubschnecken kahle Ebenen usw.); und so ist es zu erklären, daß trotz Wanderungsfähigkeit Grenzen zweier Schneckenwohngebiete ganz scharf bestehen bleiben. Außerdem aber muß den wandernden Schnecken genügend Zeit zur Verfügung stehen. Und damit kommen wir zu einem ganz neuen Punkte bei der Betrachtung heutiger Verbreitungsgebiete. Verschleppung durch Mensch und Handel kann eine Störung im Faunenbild erklären, aber nie die Entstehung dieser oder jener Fauna. Hierzu müßten wir in Zeiten zurückgehen, in denen von Handel in größerem Umfange sicher nicht zu sprechen ist, in denen er zum Teil überhaupt noch nicht existieren konnte. Verschleppung durch Vögel oder Verfrachtung auf Erdschollen, Holz usw. ist, ebenso wie heute, natürlich auch in früheren Erdperioden möglich gewesen. Wenn wir aber bedenken, daß heute Verschleppung auf diesem Wege zu den Seltenheiten gehört und, wenn überhaupt, dann sicher zu kaum nennenswerten Veränderungen der betreffenden Molluskenfauna führt, dann ist nicht einzusehen, weshalb das etwa im Tertiär oder in der Kreidezeit hätte anders sein sollen. Da nun fossile Arten zum Teil in Gebieten gefunden werden, in denen heute auch keine nächstverwandten Arten zu finden sind, und umgekehrt im Gebiet einer heute lebenden Art keine Fossilien dieser oder nächstverwandter Formen auftreten, geht daraus zunächst einmal hervor, daß die Verbreitung gewisser Formen einst eine andere gewesen sein muß als heute. Andererseits müssen wir annehmen, daß Arten, die etwa fossil in Deutschland gefunden werden, während ihre nächsten, lebenden Verwandten in Westindien etwa vorkommen, ohne daß Nordamerika Fossilien besitzt, nur durch Wanderung

von Europa nach Westindien gelangt sind. Und da ist bemerkenswert, daß gerade die ältesten bekannten fossilen Pulmonaten Familien angehören, die heute weltweite Verbreitung zeigen. Es ist hier nicht der Ort, die Genese der einzelnen Faunengebiete, wie wir sie oben etwa skizzierten, aufzuzeichnen. Es muß genügen, mit dem eben Gesagten lediglich auf die Punkte hingewiesen zu haben, die bei solchen Erörterungen berücksichtigt werden müssen. Diese Probleme komplizieren sich noch mehr, wenn Verbreitungsgebiete vieler Gruppen auf verschiedene Kontinente fallen (z. B. Vaginuliden, Subuliniden u. a.). Hier müssen wir ehemalige landfeste Verbindungen postulieren. Auch diese Fragen können hier nur angedeutet werden, Fragen, die heute besonders wieder vielfach in den Brennpunkt des Interesses gerückt sind, nachdem Wegener's Kontinentalverschiebungstheorie an Stelle der Brückentheorie neue Wege zu weisen versucht. Und eine abermalige Komplikation erfährt die Untersuchung schließlich dadurch, daß auch paläoklimatische Erörterungen hineinspielen, bzw. hineingezogen werden müssen. Relativ einfach liegen die Verhältnisse hier für die Glazial- und Interglazialperioden, und es ist bekannt, daß die Organismen und mit ihnen die Pulmonaten vor den vorrückenden Eismassen nach Süden auswichen, also wieder ein Beispiel aktiver Wanderung. Wir kennen mancherlei Formen, die typisch nordisch oder alpin sind, aber an einigen ganz verstreuten Punkten Mitteleuropas zu finden sind. Es sind Eiszeitrelikte. Ungleich schwieriger liegen aber schon die Verhältnisse für das Tertiär, wo wir in Europa zum Teil eine typisch tropische oder wenigstens subtropische Schneckenfauna finden. Auch hier sucht die Wegener'sche Theorie der Polverschiebung neue Gesichtspunkte in die Untersuchung einzuführen, Annahmen, die in Simroth's Pendulationstheorie schon ausgesprochen liegen, wenn auch dort recht einseitig verwendet.

Ich muß mich, wie schon gesagt, mit diesen Andeutungen hier begnügen, so interessant die Fragen auch sein mögen. Eine ausführlichere Darstellung würde hier weit über den Rahmen des Ganzen hinausgehen; sie würde einen sicher dankenswerten Stoff für ein besonderes Buch liefern.

D. Verbreitung in der Zeit.

Die ältesten Fossilien, die wir mit einiger Sicherheit als Pulmonaten bestimmen können, stammen aus der Steinkohlenformation Nordamerikas. Zwar werden schon aus dem Silur und Devon Formen angegeben, die der Sippe der *Patelliformia* angehören sollen, *Pilidium* Barrande (= *Hercynella* Kayser); doch ist ihre Zugehörigkeit zu den Pulmonaten sehr zu bezweifeln. Schon Fischer (Manuel de Conchyliol.) ist geneigt, sie zu den Capuliden in Beziehung zu bringen, und auch Zittel setzt die Angabe in Zweifel. Ich glaube, wir können diese Formen hier ausscheiden, als ziemlich sicher nicht zu den Lungenschnecken gehörig. Dann würden

die karbonischen Funde die ältesten sein. Sie werden ganz allgemein zu den Pupilliden gezogen. Pilsbry (2664) gibt davon folgende Aufstellung:

Anthracopupa Whitfield . . . Pennsylvanien bis Perm,
Maturipupa Pilsbry . . . . . Pennsylvanien,
Dendropupa Owen . . . . . mittleres Perm.

Daß man aber über die Zugehörigkeit dieser wenigen Stücke zu den Pupilliden auch heute noch nicht durchaus einer Meinung ist, zeigt unter anderem eine Bemerkung Pilsbry's. Er gibt für *Anthracopupa* die Möglichkeit zu, daß es sich um eine Auriculide handeln könnte, und *Maturipupa* sei wahrscheinlich eine Tornatellinide. Noch unklarer ist der Fund einer Zonitide, die bald als *Hyalinia prisca*, bald als *Conulus priscus* oder auch als *Zonites priscus* angeführt und für die die Gattung *Archaeozonites* aufgestellt wird. Es ist mir nicht gelungen, über die rechtmäßige Bestimmung dieser Form Klarheit zu erhalten. Eine weitere, schlecht erhaltene, *Helix*-artige Schnecke aus dieser Formation, die *Dawsoniella meekii* Bradlay, dürfte doch wohl kein Pulmonat sein, sondern eine *Helicina*, d. h. ein Prosobranchier. Und endlich wird nach Zittel noch die zu den Lymnaeiden gehörige Gattung *Palaeorbis* Bened. u. Colmans für das obere Karbon und Perm angeführt. Die winzigen, *Planorbis*-ähnlichen Formen wurden auf Farnblättern gefunden, und es muß sehr fraglich bleiben, ob es sich überhaupt um Schnecken handelt. Sie dürften zu den Serpuliden gehören. So bleiben als einigermaßen sicher aus dieser Formation nur die *Pupilla*-ähnlichen Formen.

Aus der Trias ist kein Pulmonat bekannt, und erst im Jura finden sich wieder Formen, und zwar gegen das Ende der Periode zu, im weißen Jura, allmählich an Häufigkeit zunehmend. Soviel ich sehe, handelt es sich hier nur um Basommatophoren. Wohl schon im Lias, sicher aber vom Dogger an, tritt *Planorbis* auf. Im obersten (weißen) Jura oder Malm kommen dann hinzu die ersten Arten der Genera *Lymnaea*, *Physa*, *Ellobium* (= *Auricula*), *Carychium* und die etwas unsichere *Anisomyon* Meek u. Hayden, die der Sippe der *Patelliformia* zuzuzählen wäre; dazu nach Maillard*) auch *Melampus* und schon *Succinea*. Für beide wird sonst allgemein erst ein tertiäres Auftreten angegeben, so daß vielleicht in Maillard's Bestimmung der Schnecken oder vielleicht auch der Fazies ein Zweifel zu setzen ist. Nach Kobelt (1486) „begegnet uns von den echten Landschnecken im Jura außer den Pupiden . . . nur eine zweifelhafte *Helix*". Es ist mir unbekannt, woher diese Angaben genommen sind. Ich finde sonst nirgends ein jurassisches Vorkommen von Pupiden erwähnt. Die „*Helix*" dürfte ganz sicher falsch bestimmt sein. So bleiben für den Jura als sicher nur Basommatophoren.

*) Maillard. G., Invertébrés du Purbeckien du Jura. — Mém. Soc. Pal. Suisse, XI, 1885.

Stylommatophoren treten erst in der Kreide auf, und zwar erst in den oberen Schichten. Es sind zu nennen:

die Vertiginiden *Lychnus* Metheron und *Anostomopsis* Sandberger,
die Oleacinide *Oleacina* Bolten (= *Glandina* Schumacher),
die Bulimulide *Bulimus* Brugière,
die Megaspiride *Megaspira* Lea;

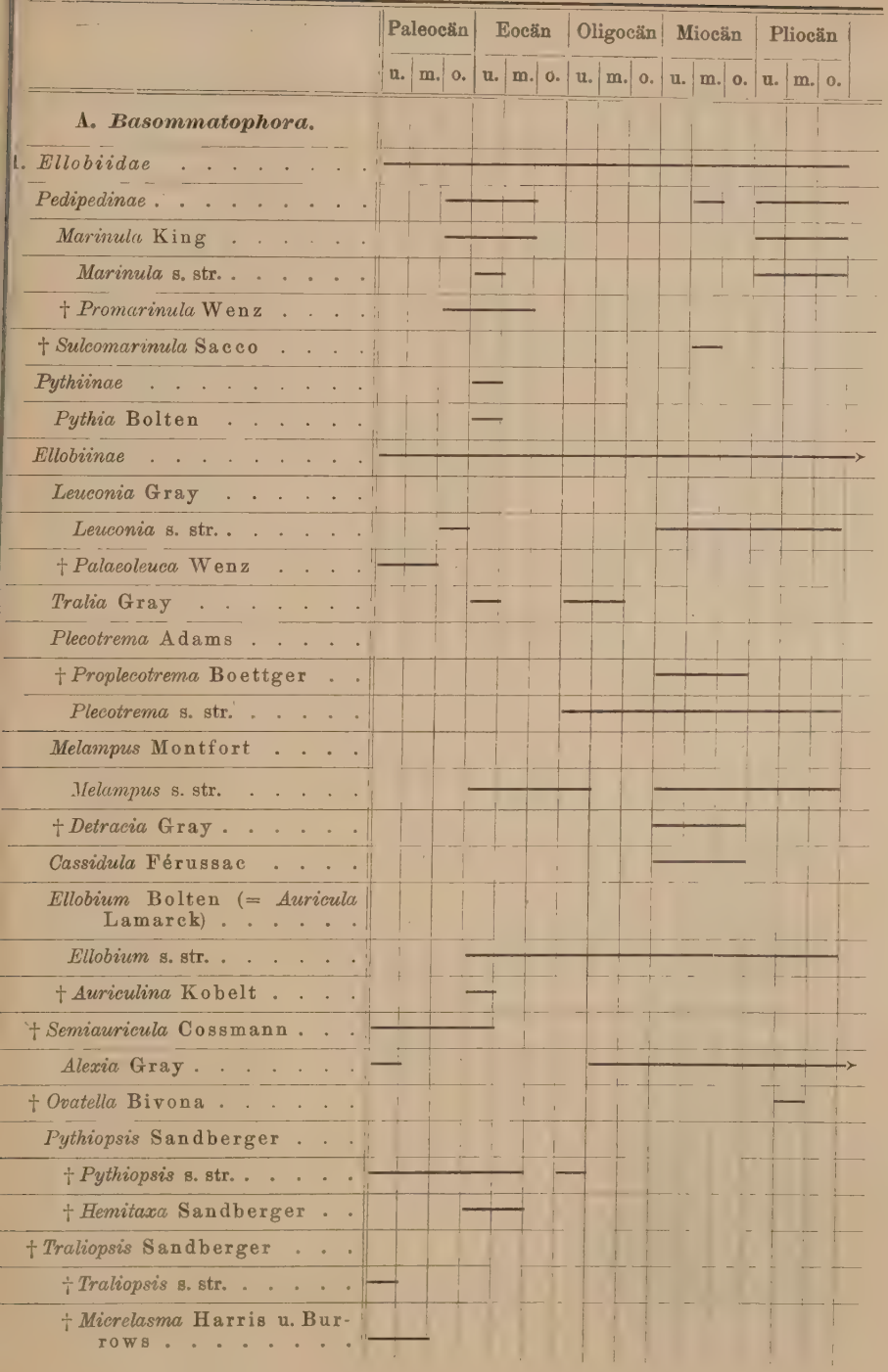
dazu, nach v. Ihering, in der obersten Kreide von Argentinien *Strophocheilus* Spix. Neben den schon vom Jura bekannten Basommatophoren findet sich dann noch die heute erloschene *Pseudohercynella* Kaunhov.

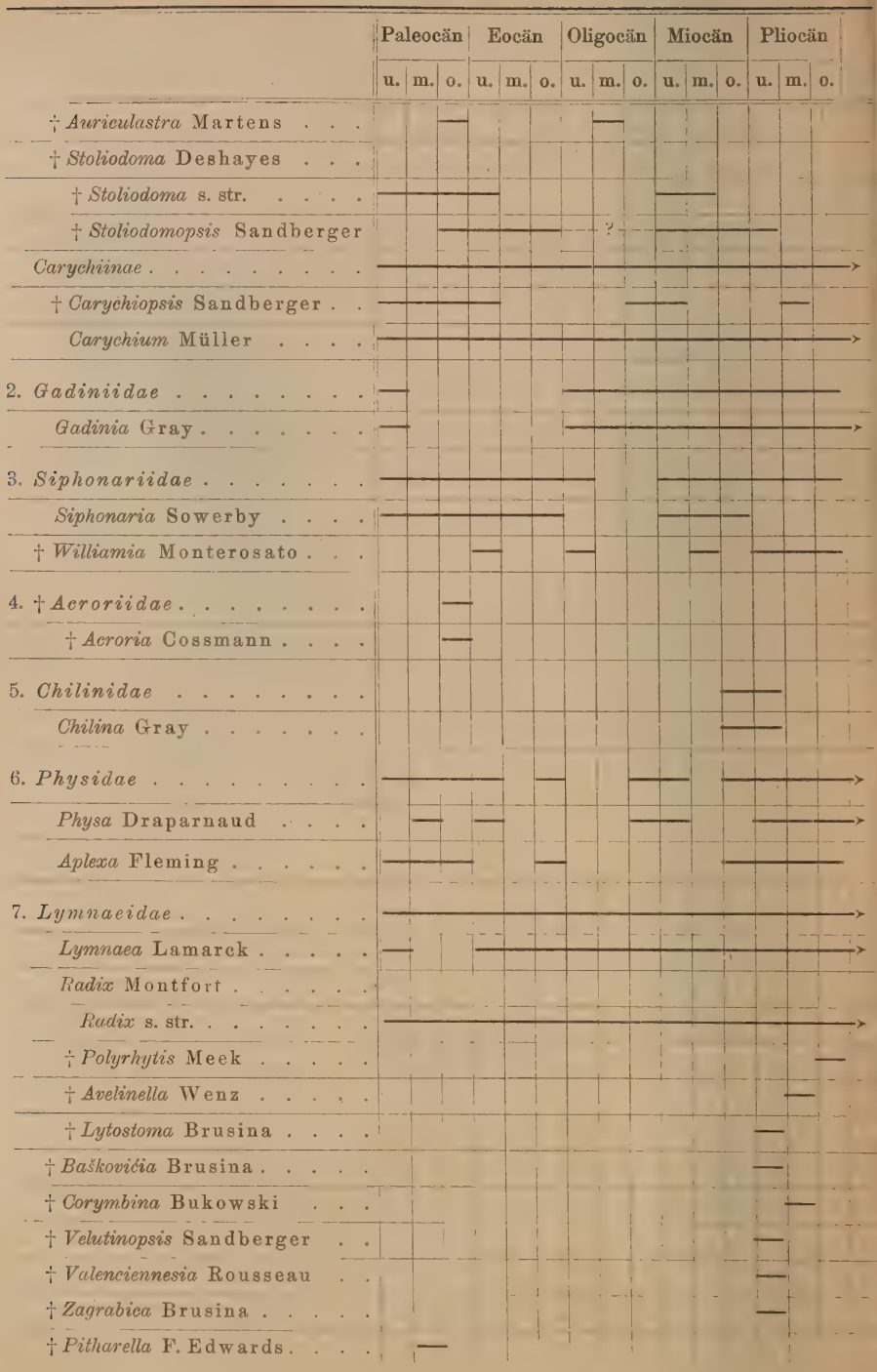
Das Bild wird nun in der folgenden Tertiärzeit ein absolut anderes. Bereits am Beginn, im Paleocän, finden sich zahlreiche Landpulmonaten, und vom Miocän an haben wir eine Fauna, die der heutigen an Formenmannigfaltigkeit nicht gar viel nachsteht. Wenz*) hat sämtliche bekannten tertiären Arten zusammengestellt. Es ist nicht möglich, hier in gleicher Ausführlichkeit vorzugehen; doch sollen wenigstens die Gattungen angegeben werden, wie sie in den verschiedenen Tertiärschichten auftreten. Diese Schichten gliedert Wenz wie folgt:

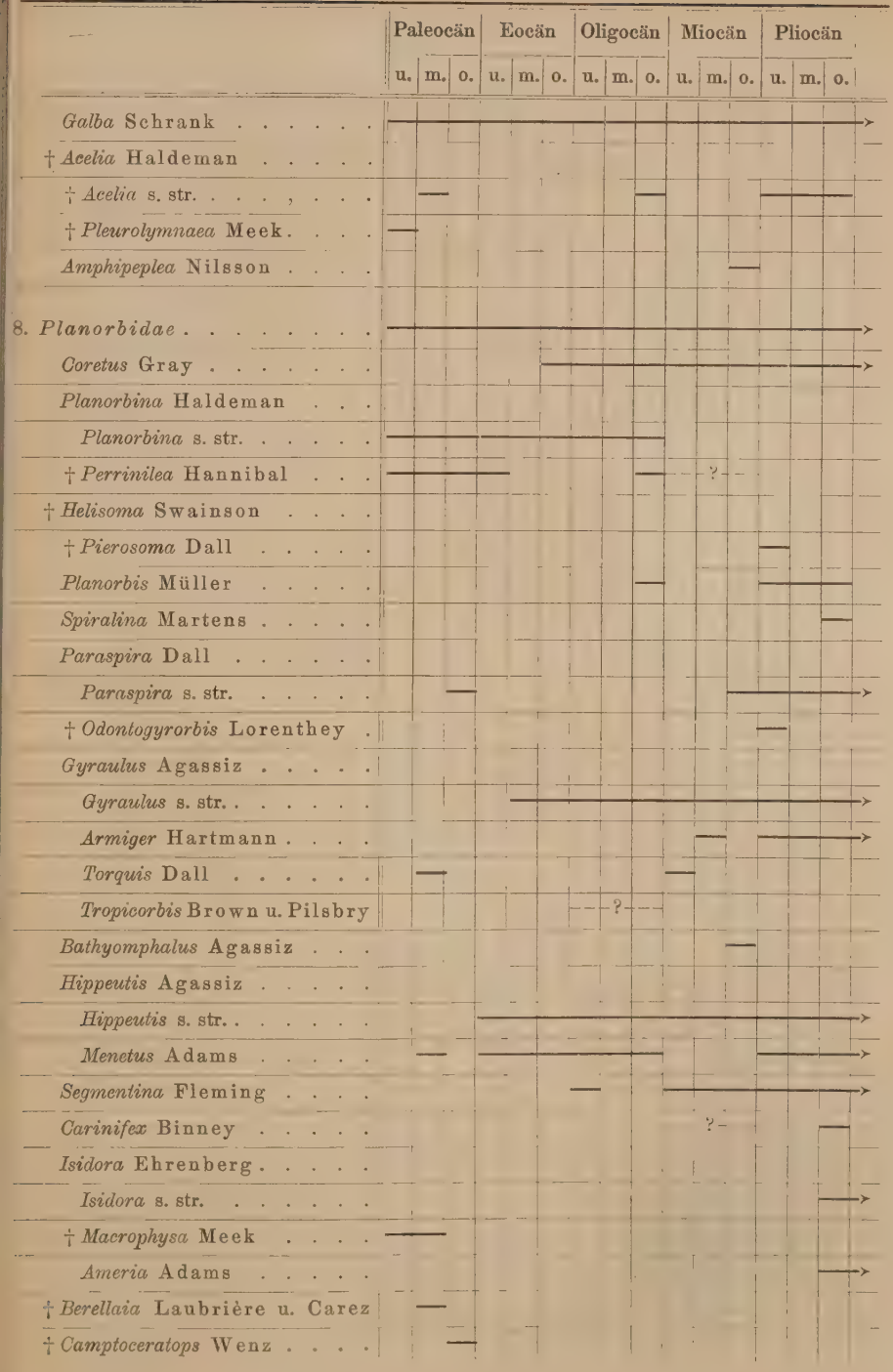
Unter-, Mittel-, Ober-	Paleocän	oder	Thanétien, Sparnacien, Yprésien
Unter-, Mittel-, Ober-	Eocän	oder	Lutétien, Bartonien, Ludien
Unter-, Mittel-, Ober-	Oligocän	oder	Tongrien, Rupelien, Chattien
Unter-, Mittel-, Ober-	Miocän	oder	Aquitanien, Burdigalien, Helvétien, Tortonien (= Vindobonien), Sarmatien
Unter-, Mittel-, Ober-	Pliocän	oder	Pontien, Plaisancien oder Levantien, Astien.

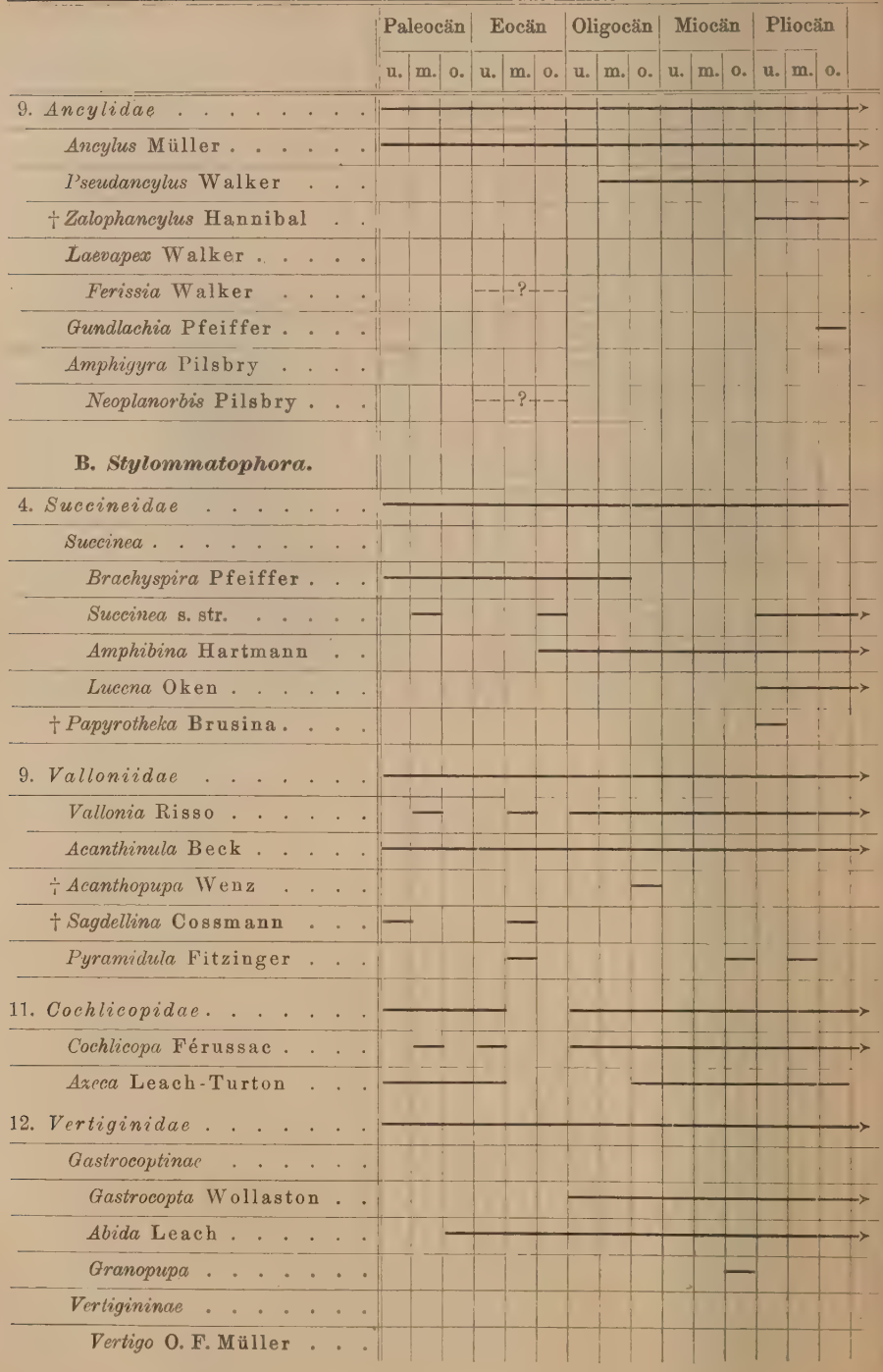
Nach dieser Gliederung gestaltet sich dann die Pulmonatenfauna des Tertiärs in folgender Weise, wobei die über das Pliocän hinausweisenden Pfeile andeuten, daß tertiäre Arten dieser Gattungen auch weiterhin, z. T. sogar noch rezent, bekannt sind.

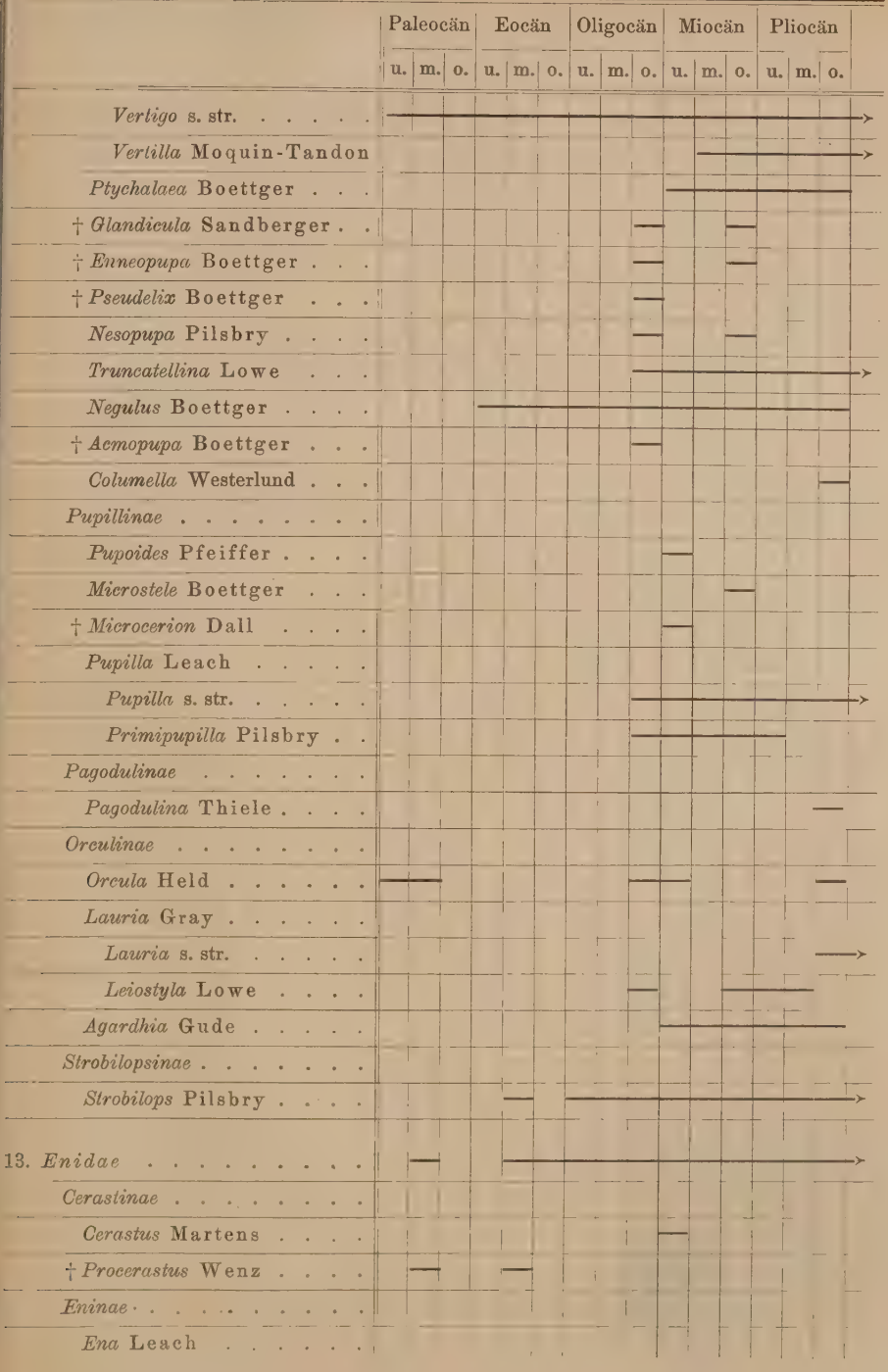
*) Wenz, W., Gastropoda extramarina tertiaria in: Fossilium Catalogus. Berlin 1923.

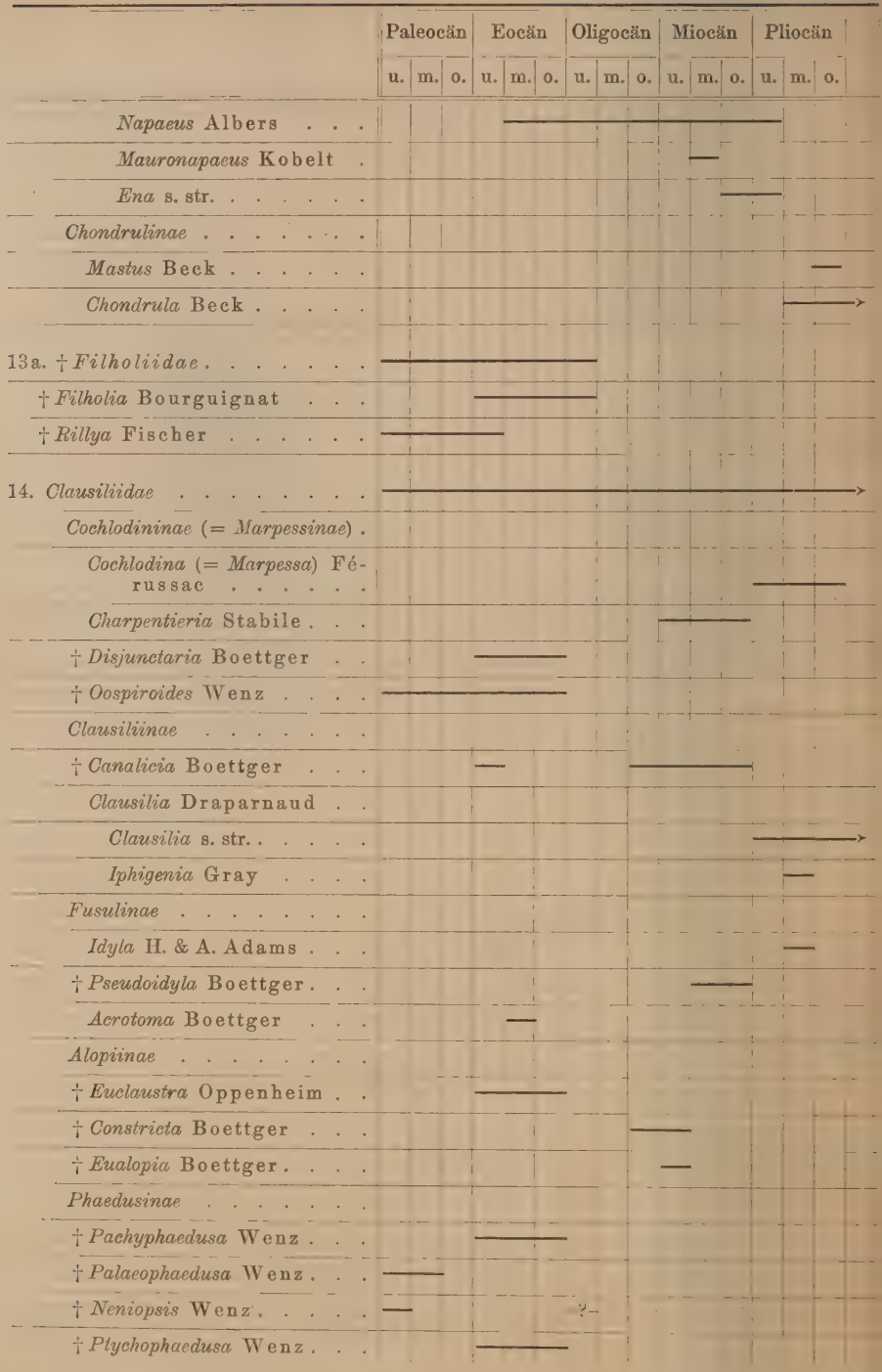

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
A. Basommatophora.
Ellobiidae
Pedipedinae
Marinula King
Marinula s. str.
† Promarinula Wenz
† Sulcomarinula Sacco
Pythiinae
Pythia Bolten
Ellobiinae
Leuconia Gray
Leuconia s. str.
† Palaeoleuca Wenz
Tralia Gray
Plecotrema Adams
† Proplecotrema Boettger
Plecotrema s. str.
Melampus Montfort
Melampus s. str.
† Detracia Gray
Cassidula Férussac
Ellobium Bolten (= Auricula Lamarck)
Ellobium s. str.
† Auriculina Kobelt
† Semiauricula Cossmann
Alexia Gray
† Ovatella Bivona
Pythiopsis Sandberger
† Pythiopsis s. str.
† Hemitaxa Sandberger
† Traliopsis Sandberger
† Traliopsis s. str.
† Micrelasma Harris u. Burrows

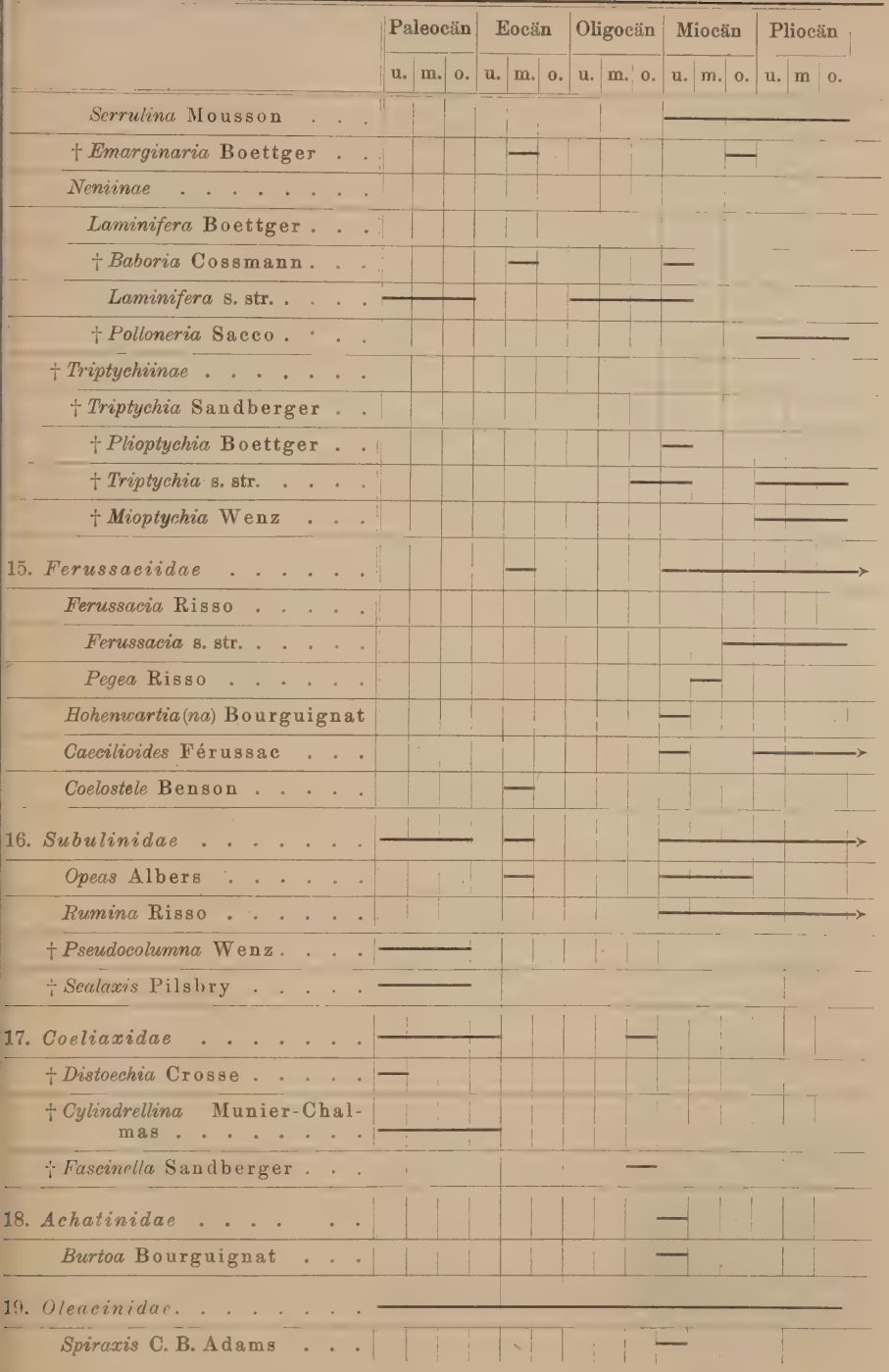

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
† Auriculastra Martens
† Stoliodoma Deshayes
† Stoliodoma s. str.
† Stoliodomopsis Sandberger
Carychiinae
† Carychiopsis Sandberger
Carychium Müller
2. Gadiniidae
Gadinia Gray
3. Siphonariidae
Siphonaria Sowerby
† Williamia Monterosato
4. † Acroriidae
† Acroria Cossmann
5. Chilinidae
Chilina Gray
6. Physidae
Physa Draparnaud
Aplexa Fleming
7. Lymnaeidae
Lymnaea Lamarck
Radix Montfort
Radix s. str.
† Polyrhytis Meek
† Avelinella Wenz
† Lytostoma Brusina
† Baškovićia Brusina
† Corymbina Bukowski
† Velutinopsis Sandberger
† Valenciennesia Rousseau
† Zagrabica Brusina
† Pitharella F. Edwards

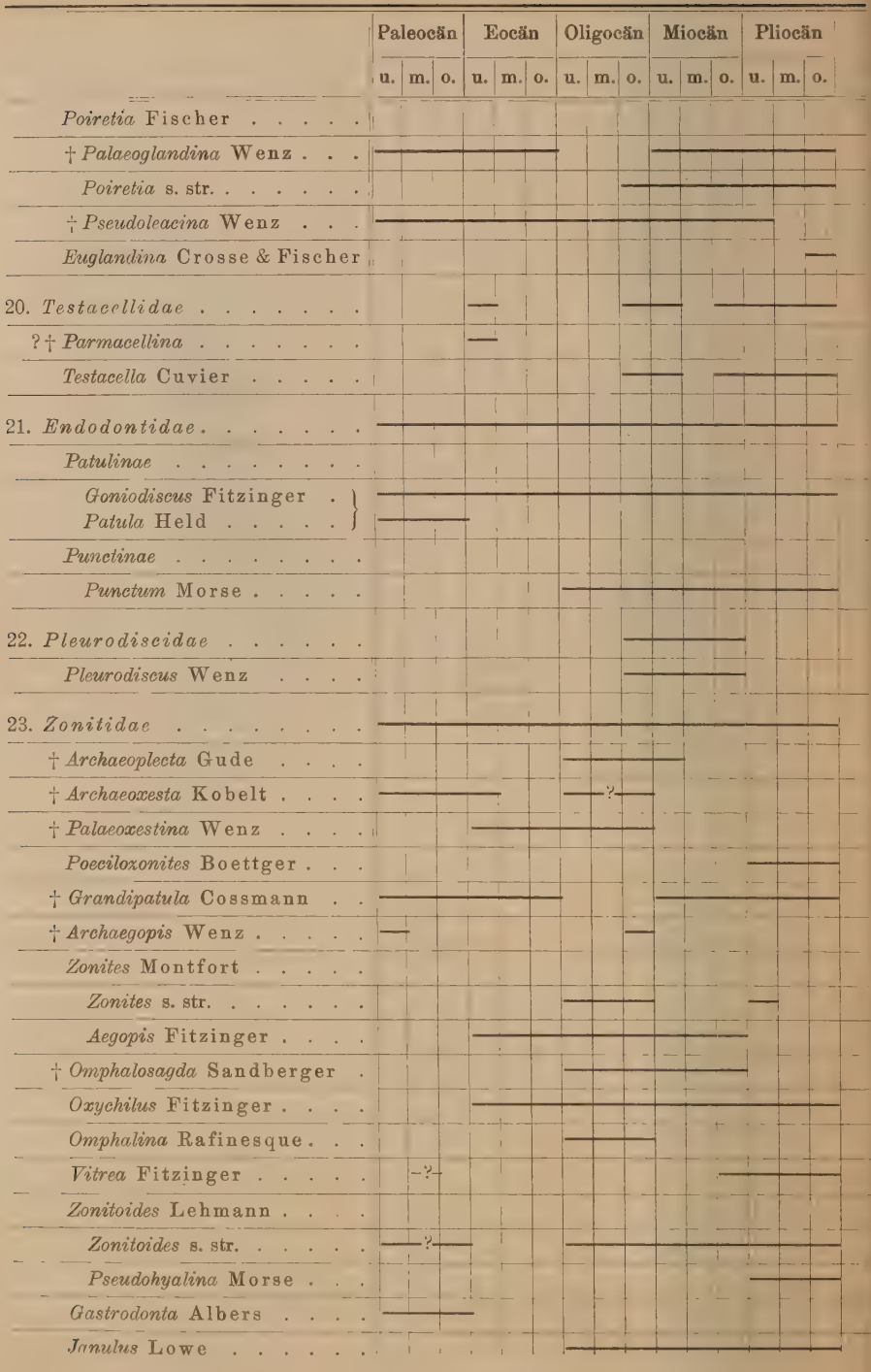

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
Galba Schrank
† Acelia Haldeman
† Acelia s. str.
† Pleurolymnaea Meek.
Amphipeplea Nilsson
8. Planorbidae
Coretus Gray
Planorbina Haldeman
Planorbina s. str.
† Perrinilea Hannibal
† Helisoma Swainson
† Pierosoma Dall
Planorbis Müller
Spiralina Martens
Paraspira Dall
Paraspira s. str.
† Odontogyrorbis Lorenthey
Gyraulus Agassiz
Gyraulus s. str.
Armiger Hartmann
Torquis Dall
Tropicorbis Brown u. Pilsbry
Bathyomphalus Agassiz
Hippeutis Agassiz
Hippeutis s. str.
Menetus Adams
Segmentina Fleming
Carinifex Binney
Isidora Ehrenberg
Isidora s. str.
† Macrophysa Meek
Ameria Adams
† Berellaia Laubrière u. Carez
† Camptoceratops Wenz

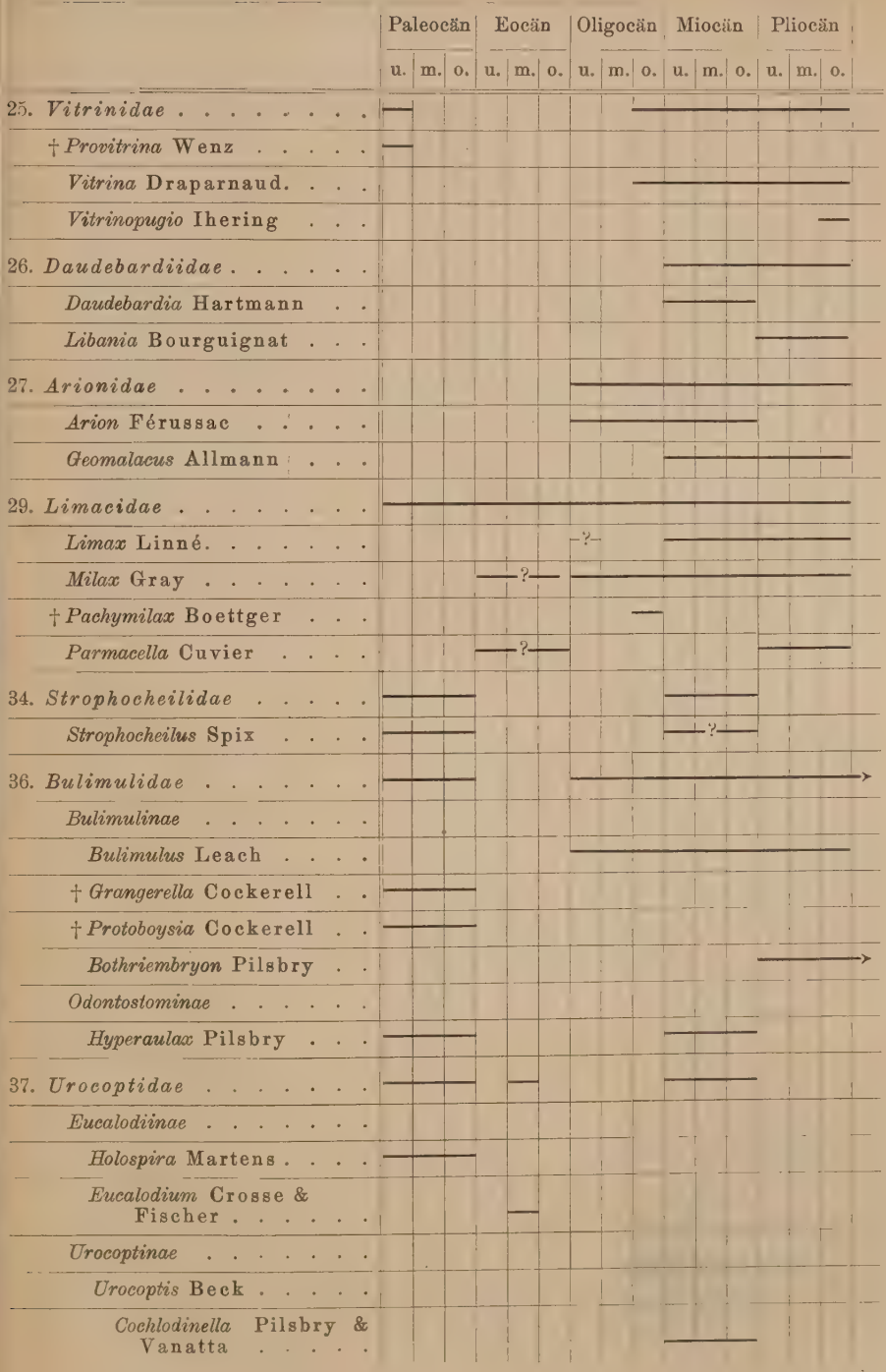

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
9. Ancylidae
Ancylus Müller
Pseudancylus Walker
† Zalophancylus Hannibal
Laevapex Walker
Ferissia Walker
Gundlachia Pfeiffer
Amphigyra Pilsbry
Neoplanorbis Pilsbry
B. Stylommatophora.
4. Succineidae
Succinea
Brachyspira Pfeiffer
Succinea s. str.
Amphibina Hartmann
Luccna Oken
† Papyrotheka Brusina
9. Valloniidae
Vallonia Risso
Acanthinula Beck
† Acanthopupa Wenz
† Sagdellina Cossmann
Pyramidula Fitzinger
11. Cochlicopidae
Cochlicopa Férussac
Azeca Leach-Turton
12. Vertiginidae
Gastrocoptinae
Gastrocopta Wollaston
Abida Leach
Granopupa
Vertigininae
Vertigo O. F. Müller

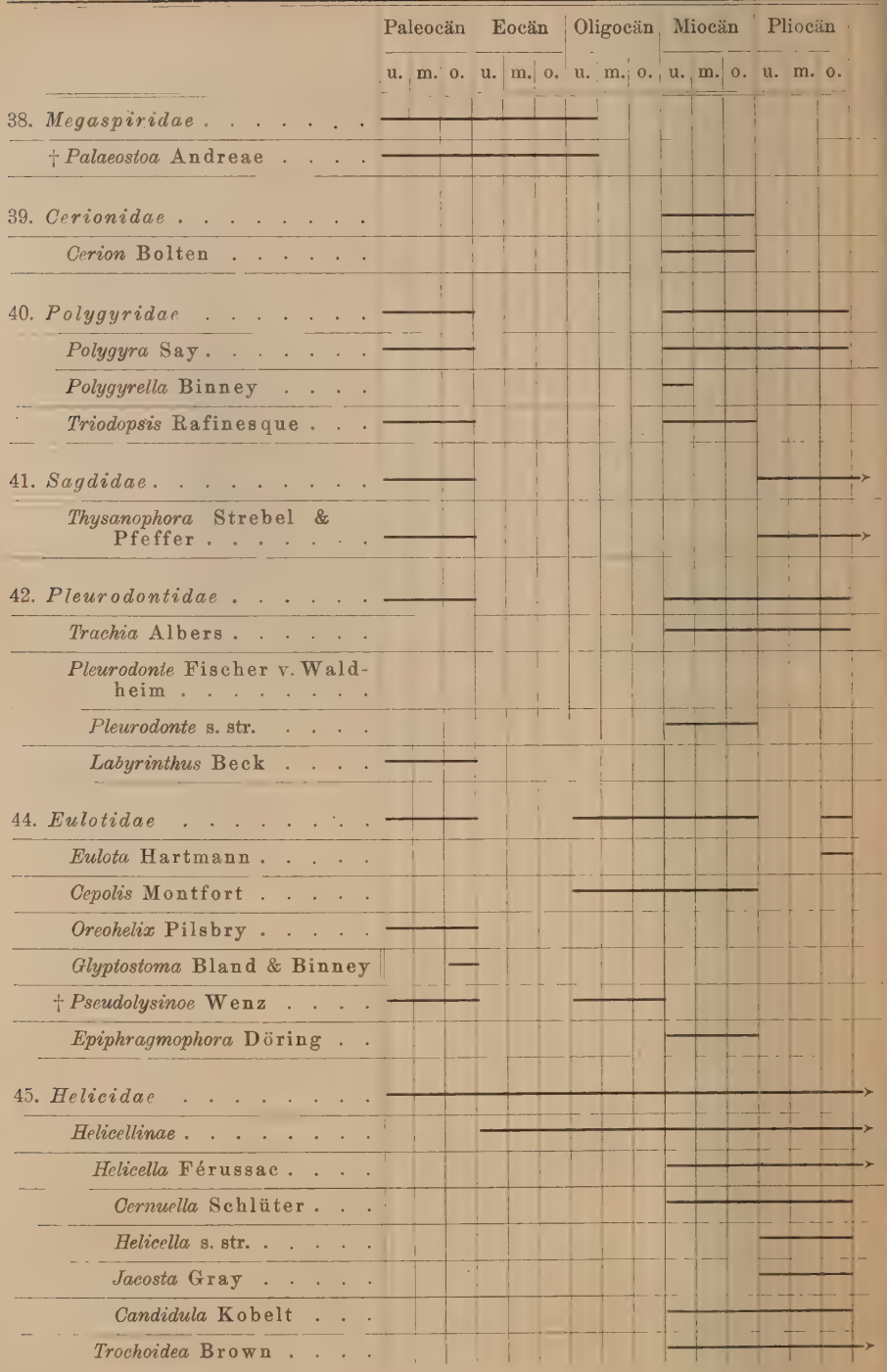

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
Vertigo s. str.
Vertilla Moquin-Tandon
Ptychalaea Boettger
† Glandicula Sandberger
† Enneopupa Boettger
† Pseudelix Boettger
Nesopupa Pilsbry
Truncatellina Lowe
Negulus Boettger
† Acmopupa Boettger
Columella Westerlund
Pupillinae
Pupoides Pfeiffer
Microstele Boettger
† Microcerion Dall
Pupilla Leach
Pupilla s. str.
Primipupilla Pilsbry
Pagodulinae
Pagodulina Thiele
Orculinae
Orcula Held
Lauria Gray
Lauria s. str.
Leiostyla Lowe
Agardhia Gude
Strobilopsinae
Strobilops Pilsbry
13. Enidae
Cerastinae
Cerastus Martens
† Procerastus Wenz
Eninae
Ena Leach

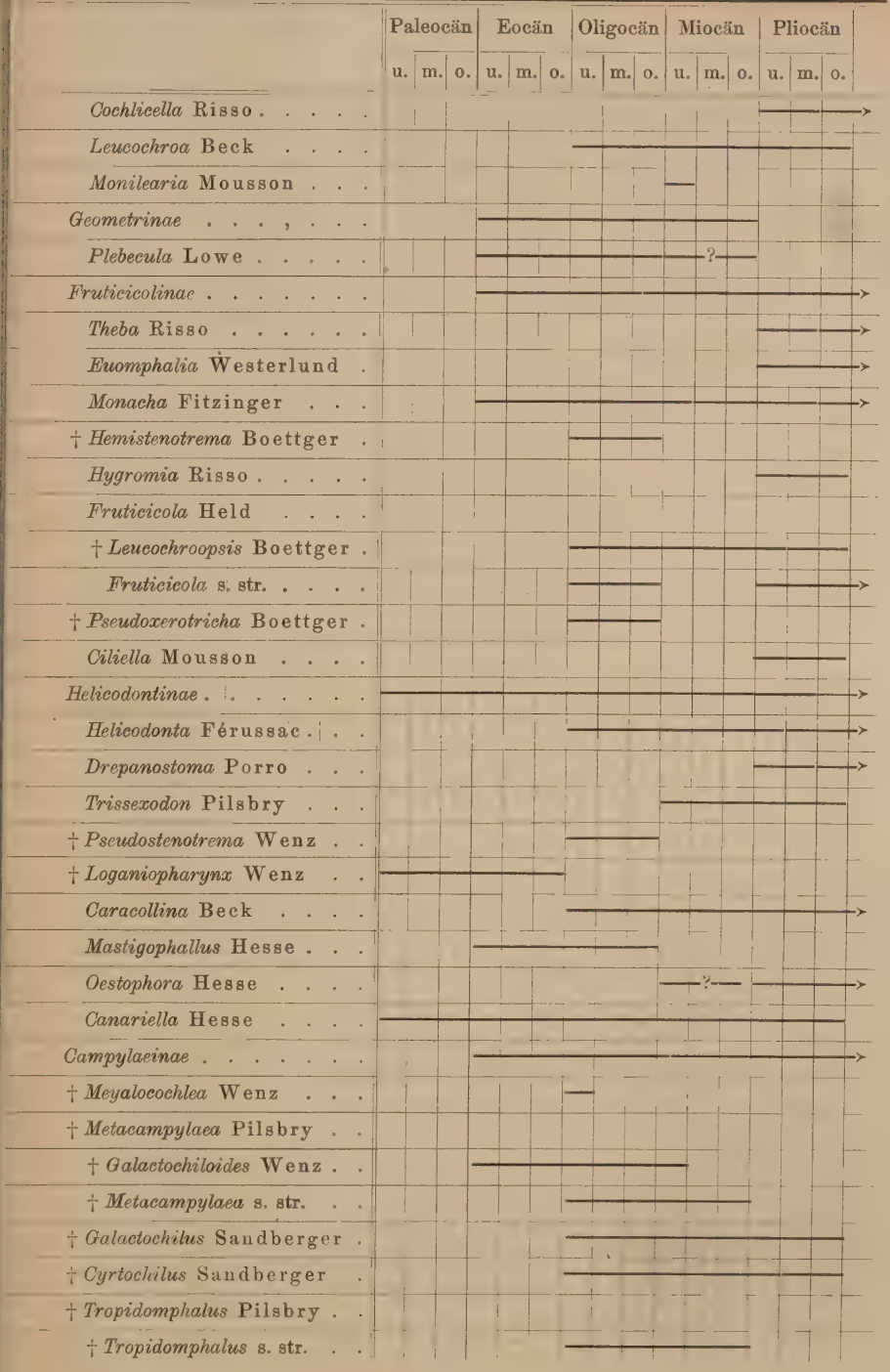

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
Napaeus Albers . . .
Mauronapaeus Kobelt .
Ena s. str. . . . . .
Chondrulinae . . . . . .
Mastus Beck . . . . . .
Chondrula Beck . . . . .
13a. † Filholiidae . . . . . .
† Filholia Bourguignat . . .
† Rillya Fischer . . . . . .
14. Clausiliidae . . . . . .
Cochlodininae (= Marpessinae) .
Cochlodina (= Marpessa) Férussac . . . . . .
Charpentieria Stabile . . .
† Disjunctaria Boettger . .
† Oospiroides Wenz . . . .
Clausiliinae . . . . . .
† Canalicia Boettger . . .
Clausilia Draparnaud . .
Clausilia s. str. . . . . .
Iphigenia Gray . . . .
Fusulinae . . . . . .
Idyla H. & A. Adams . . .
† Pseudoidyla Boettger. . .
Acrotoma Boettger . . .
Alopiinae . . . . . .
† Euclaustra Oppenheim . .
† Constricta Boettger . . .
† Eualopia Boettger. . . .
Phaedusinae . . . . . .
† Pachyphaedusa Wenz . . .
† Palaeophaedusa Wenz. . .
† Neniopsis Wenz. . . . .
† Ptychophaedusa Wenz . . .

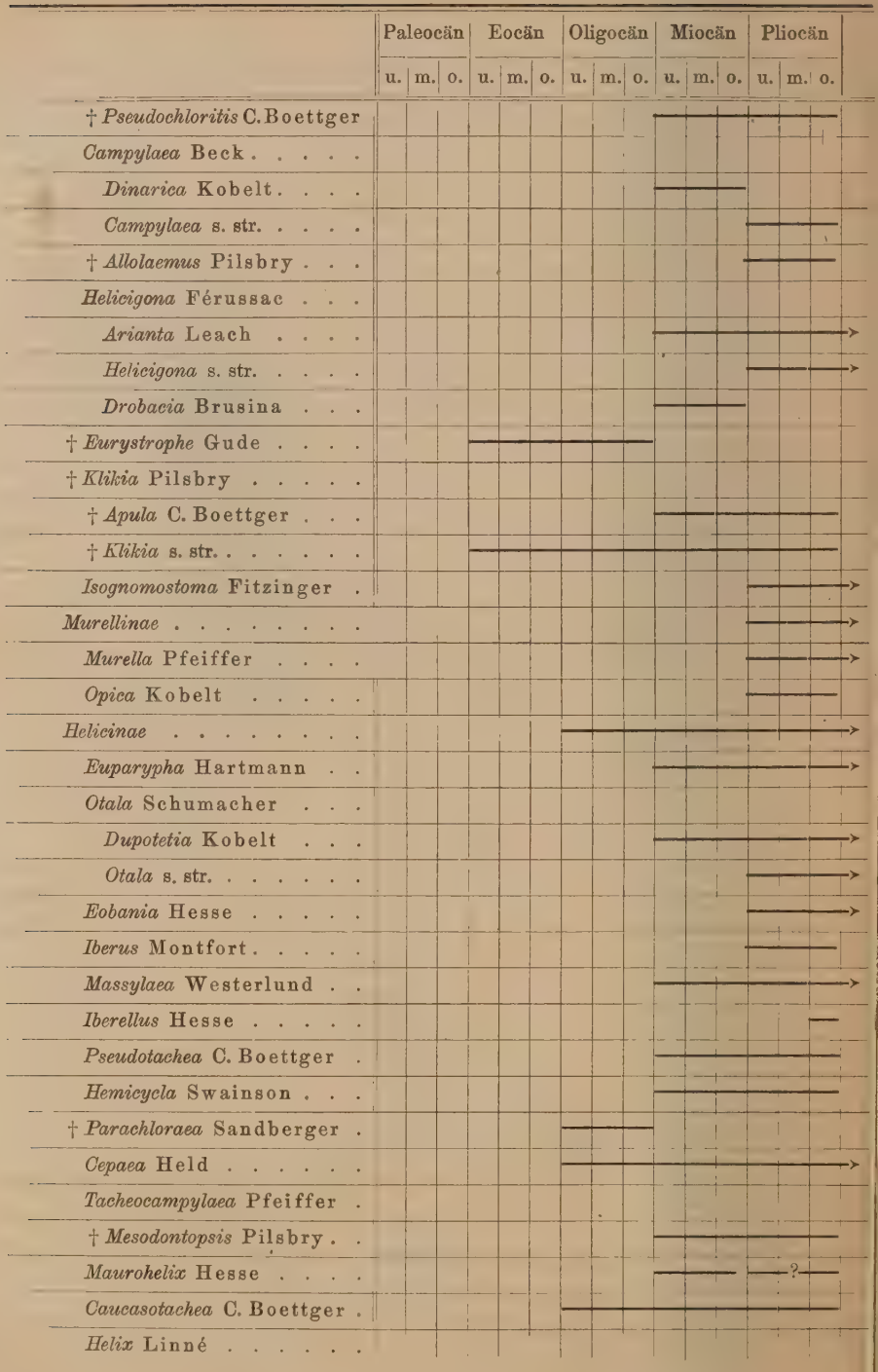

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m o.
Serrulina Mousson
† Emarginaria Boettger
Neniinae
Laminifera Boettger
† Baboria Cossmann
Laminifera s. str.
† Polloneria Sacco
† Triptychiinae
† Triptychia Sandberger
† Plioptychia Boettger
† Triptychia s. str.
† Mioptychia Wenz
15. Ferussaciidae
Ferussacia Risso
Ferussacia s. str.
Pegea Risso
Hohenwartia(na) Bourguignat
Caecilioides Férussac
Coelostele Benson
16. Subulinidae
Opeas Albers
Rumina Risso
† Pseudocolumna Wenz
† Scalaxis Pilsbry
17. Coeliaxidae
† Distoechia Crosse
† Cylindrellina Munier-Chalmas
† Fascinella Sandberger
18. Achatinidae
Burtoa Bourguignat
19. Oleacinidae
Spiraxis C. B. Adams

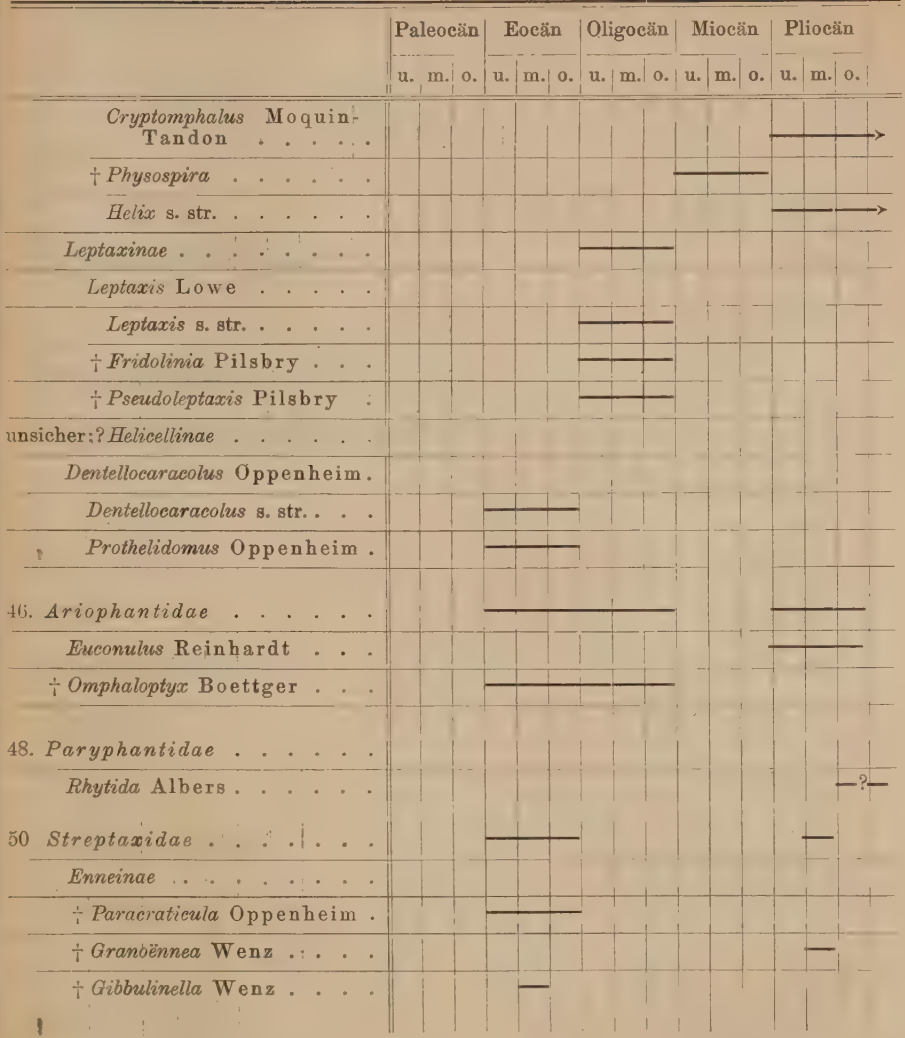

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
Poiretia Fischer
† Palaeoglandina Wenz
Poiretia s. str.
† Pseudoleacina Wenz
Euglandina Crosse & Fischer
20. Testacellidae
? † Parmacellina
Testacella Cuvier
21. Endodontidae
Patulinae
Goniodiscus Fitzinger
Patula Held
Punctinae
Punctum Morse
22. Pleurodiscidae
Pleurodiscus Wenz
23. Zonitidae
† Archaeoplecta Gude
† Archaeoxesta Kobelt
?
† Palaeoxestina Wenz
Poeciloxonites Boettger
† Grandipatula Cossmann
† Archaegopis Wenz
Zonites Montfort
Zonites s. str.
Aegopis Fitzinger
† Omphalosagda Sandberger
Oxychilus Fitzinger
Omphalina Rafinesque
Vitrea Fitzinger
?
Zonitoides Lehmann
Zonitoides s. str.
?
Pseudohyalina Morse
Gastrodonta Albers
Janulus Lowe


Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
25. Vitrinidae
† Provitrina Wenz
Vitrina Draparnaud.
Vitrinopugio Ihering
26. Daudebardiidae
Daudebardia Hartmann
Libania Bourguignat
27. Arionidae
Arion Férussac
Geomalacus Allmann
29. Limacidae
Limax Linné.
Milax Gray
† Pachymilax Boettger
Parmacella Cuvier
34. Strophocheilidae
Strophocheilus Spix
36. Bulimulidae
Bulimulinae
Bulimulus Leach
† Grangerella Cockerell
† Protoboysia Cockerell
Bothriembryon Pilsbry
Odontostominae
Hyperaulax Pilsbry
37. Urocoptidae
Eucalodiinae
Holospira Martens
Eucalodium Crosse & Fischer
Urocoptinae
Urocoptis Beck
Cochlodinella Pilsbry & Vanatta

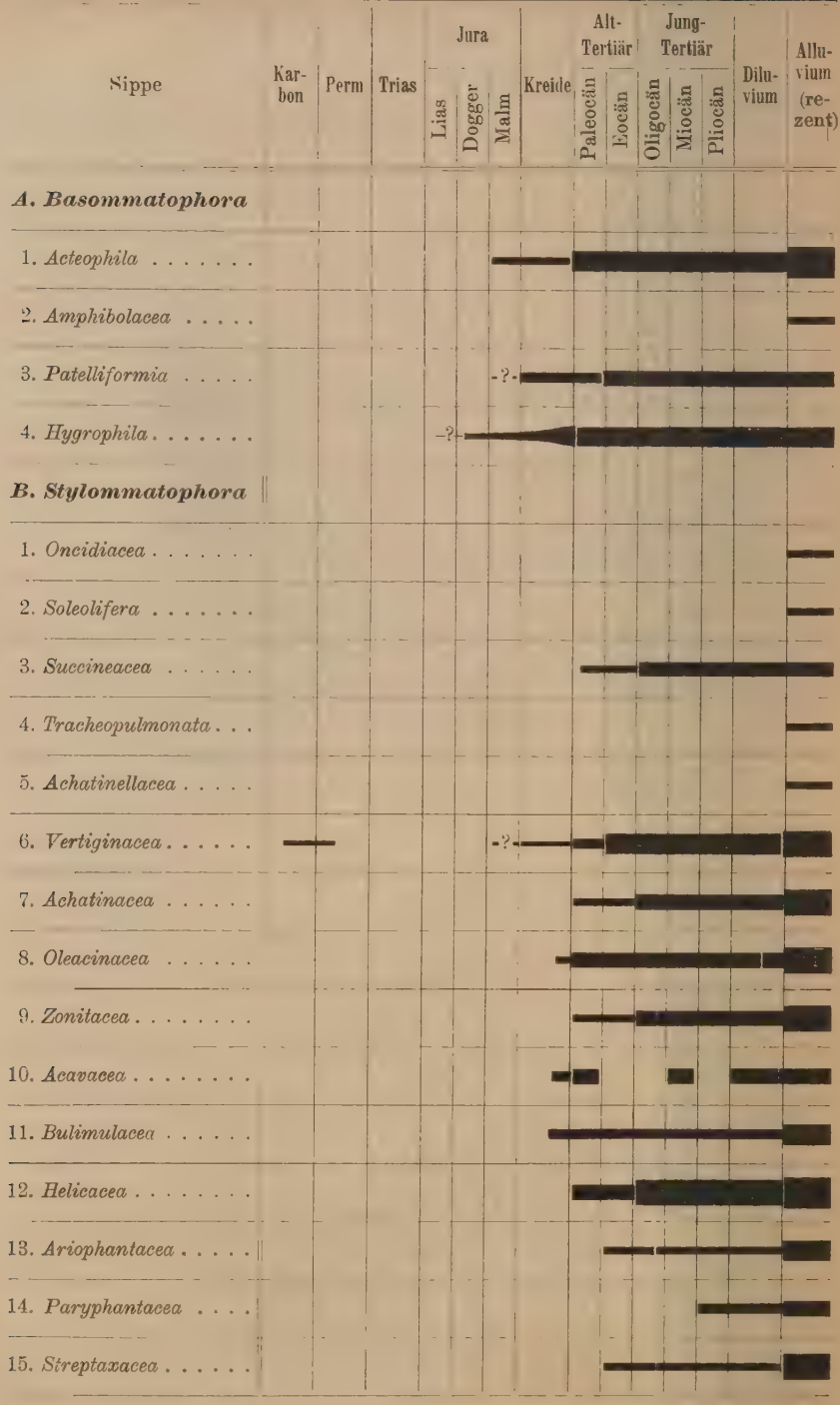

Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
38. Megaspiridae
† Palaeostoa Andreae
39. Cerionidae
Cerion Bolten
40. Polygyridae
Polygyra Say
Polygyrella Binney
Triodopsis Rafinesque
41. Sagdidae
Thysanophora Strebel & Pfeffer
42. Pleurodontidae
Trachia Albers
Pleurodonte Fischer v. Waldheim
Pleurodonte s. str.
Labyrinthus Beck
44. Eulotidae
Eulota Hartmann
Cepolis Montfort
Oreohelix Pilsbry
Glyptostoma Bland & Binney
† Pseudolysinoe Wenz
Epiphragmophora Döring
45. Helicidae
Helicellinae
Helicella Férussac
Cernuella Schlüter
Helicella s. str.
Jacosta Gray
Candidula Kobelt
Trochoidea Brown


Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
Cochlicella Risso
Leucochroa Beck
Monilearia Mousson
Geometrinae
Plebecula Lowe
?
Fruticicolinae
Theba Risso
Euomphalia Westerlund
Monacha Fitzinger
† Hemistenotrema Boettger
Hygromia Risso
Fruticicola Held
† Leucochroopsis Boettger
Fruticicola s. str.
† Pseudoxerotricha Boettger
Ciliella Mousson
Helicodontinae
Helicodonta Férussac
Drepanostoma Porro
Trissexodon Pilsbry
† Pseudostenotrema Wenz
† Loganiopharynx Wenz
Caracollina Beck
Mastigophallus Hesse
Oestophora Hesse
?
Canariella Hesse
Campylaeinae
† Meyalocochlea Wenz
† Metacampylaea Pilsbry
† Galactochiloides Wenz
† Metacampylaea s. str.
† Galactochilus Sandberger
† Cyrtochilus Sandberger
† Tropidomphalus Pilsbry
† Tropidomphalus s. str.


Paleocän
Eocän
Oligocän
Miocän
Pliocän
u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o. u. m. o.
† Pseudochloritis C. Boettger
Campylaea Beck
Dinarica Kobelt
Campylaea s. str.
† Allolaemus Pilsbry
Helicigona Férussac
Arianta Leach
Helicigona s. str.
Drobacia Brusina
† Eurystrophe Gude
† Klikia Pilsbry
† Apula C. Boettger
† Klikia s. str.
Isognomostoma Fitzinger
Murellinae
Murella Pfeiffer
Opica Kobelt
Helicinae
Euparypha Hartmann
Otala Schumacher
Dupotetia Kobelt
Otala s. str.
Eobania Hesse
Iberus Montfort
Massylaea Westerlund
Iberellus Hesse
Pseudotachea C. Boettger
Hemicycla Swainson
† Parachloraea Sandberger
Cepaea Held
Tacheocampylaea Pfeiffer
† Mesodontopsis Pilsbry
Maurohelix Hesse
?
Caucasotachea C. Boettger
Helix Linné



Der auffallend scharfe Sprung, den wir am Übergang des Mesozoikums zum Känozoikum finden, hat ja in der Paläozoologie manche Parallele. Dennoch dürfte er in Wirklichkeit kaum so scharf gewesen sein. Viele der im Paleocän gefundenen Formen mögen wohl schon in der Kreide, vielleicht schon früher, entstanden sein, ohne für uns zugängliche Zeugnisse hinterlassen zu haben. Dies muß schon deshalb angenommen werden, weil ja bereits in der Steinkohlenzeit Landpulmonaten existiert haben dürften. Aber auch wenn aus dem gesamten Mesozoikum weitere Funde bekannt würden, so würde die Grenze zum Känozoikum trotzdem eine relativ scharfe sein, d. h. das Tertiär würde auch dann als Hauptentwicklungszeitraum der Pulmonaten gelten müssen.


Sippe
Karbon
Perm
Trias
Jura
Lias
Dogger
Malm
Kreide
Alt-Tertiär
Paleocän
Eocän
Jung-Tertiär
Oligocän
Miocän
Pliocän
Diluvium
Alluvium (rezent)
A. Basommatophora
1. Acteophila
2. Amphibolacea
3. Patelliformia
4. Hygrophila
B. Stylommatophora
1. Oncidiacea
2. Soleolifera
3. Succineacea
4. Tracheopulmonata
5. Achatinellacea
6. Vertiginacea
7. Achatinacea
8. Oleacinacea
9. Zonitacea
10. Acavacea
11. Bulimulacea
12. Helicacea
13. Ariophantacea
14. Paryphantacea
15. Streptaxacea

Wenden wir uns schließlich dem Quartär zu, so wird das Bild dem immer ähnlicher, das wir heute kennen, auch hinsichtlich der Verbreitung. Eine ganze Reihe tertiärer Arten verschwindet, und es kristallisiert sich die rezente Fauna heraus. Die Eiszeit brachte dann eine starke Verschiebung des Faunenbildes und ist wohl einer der Hauptgründe, der die heutige Verteilung der Formen in dieses oder jenes Gebiet bedingt hat. Es erübrigt sich, für diese Periode ebenfalls eine genaue Aufstellung zu geben. Fassen wir die vorstehenden Ergebnisse in Form einer Übersicht zusammen, so gestaltet sich diese, lediglich bei Berücksichtigung der Sippen, wie nebenstehende Tabelle zeigt.

Es bedarf kaum einer Erwähnung, daß eine solche Aufstellung nur ein sehr unsicheres Bild gibt. Zunächst kennen wir ja Fossilien nur von relativ wenigen Stellen und von diesen durchaus nicht gleichmäßig gut. Aus manchen Facies fehlen Pulmonaten ganz (z. B. Trias) oder sind sehr spärlich und doch müssen wir annehmen, daß sie auch dort gelebt haben; denn es ist unvorstellbar, daß *Acavacea* z. B. nur im Paleocän und Miocän, aber nicht im Eocän oder Oligocän existiert haben. Dazu kommt aber noch ein weiteres, was vielleicht viel mehr ins Gewicht fällt, nämlich die Sicherheit der Bestimmung fossiler Lungenschnecken. Wir haben von ihnen ja nur die Schalen. Nun sahen wir schon, daß die moderne Systematik nicht mehr rein konchyliologisch vorgeht, sondern auch stets die Anatomie weitgehend berücksichtigen muß, da die Schalencharaktere allein zu ganz falschen Schlüssen führen können und nachweislich bisweilen auch geführt haben. Solche Fälle des „Auseinanderfallens der Schalen- und anatomischen Merkmale" zeigen, daß Vorsicht am Platze ist bei der Beurteilung, aber nicht, daß die Schalensystematik ein Unding wäre. Man wird Pfeffer*) durchaus zustimmen, wenn er „das Suchen nach der Feststellung des Maßes des Zusammenfallens beider" Merkmale als den „vornehmsten Zweck wissenschaftlicher Bearbeitung" hinstellt. Von diesem Ziel sind wir leider noch ziemlich fern, und so bleibt dem Paläontologen immer nur die Schale und die damit verbundene Unsicherheit der Bestimmung. Wie groß diese ist, zeigt ein Blick in den »Catalogus fossilium« von Wenz. Hier sieht man, „wie dieselbe Art von verschiedenen Autoren, manchmal von demselben Autor zu verschiedenen Zeiten, der verschiedensten Verwandtschaft zugeordnet ist" (Pfeffer). Diese Unsicherheiten haben gar oft zu Kontroversen geführt, die namentlich in bezug auf die Verwandtschaftsverhältnisse der tertiären Heliciden zu den rezenten z. T. recht lebhaft geworden sind**). Der Streit

*) Pfeffer, G., Zur Beurteilung der tertiären Landschnecken, im besonderen der Helicaceen, nebst allgemeinen Betrachtungen über das Verhältnis der tertiären Binnenfauna zu der rezenten. — Neu. Jahrb. Min., IV, B, 1925.

**) Vgl. hierzu Pilsbry, 2664, Vol. IX, S. VI—IX, 1894; — Boettger, O., H. A. Pilsbry und die Verwandtschaftsbeziehungen der Helices im Tertiär Europas. — Nachr.bl. Deutsch. Malak. Ges., XXVI, 1894; ders., Noch einmal die Verwandtschaftsbeziehungen der *Helix*-Arten aus dem Tertiär Europas. — Ibid. XLI, 1909; Boettger,

geht in erster Linie darum, wie weit man die fossilen Formen in die Verwandtschaft der rezenten einordnen kann oder darf. Für eine Anzahl kann das mit größter Sicherheit geschehen, für andere besteht größte Unsicherheit. So vertritt Pfeffer mit aller Energie den Standpunkt, daß alle Formen, die älter als mitteloligocän sind und als *Helicidae* beschrieben worden sind, nicht dieser Familie, sondern den *Eulotidae*, *Pleurodontidae* (s. *Camaenidae*) oder *Acavidae* zuzurechnen sind, während Wenz solche Arten bei Heliciden-Subfamilien unterbringt. So gehören nach Pfeffer die von Wenz zu den Gattungen *Metacampylaea*, *Galactochilus*, *Tropidomphalus* und *Cyrtochilus* gestellten Arten, sowie *Klikia* und *Dinarica*, soweit diese vor-obermiocän sind, nicht zu den Campylaeinen, sondern zu den *Eulotidae*. Dieses eine Beispiel zeigt bereits, zu wie verschiedener Auffassung die einzelnen Forscher gelangen, ohne daß man einem oder dem anderen den Vorwurf leichtfertiger Behandlung der Objekte machen könnte. Es ist gerade hier noch ungeheuer viel Arbeit zu leisten, ehe wir mit größerer Sicherheit eine Beurteilung vornehmen können.

III. Ökologie.

A. Das Verhältnis zur unbelebten Natur.

Sowohl bei der horizontalen wie auch bei der vertikalen Verbreitung der Pulmonaten stellten wir eine, eigentlich selbstverständliche Ungleichheit in der Verteilung über den bewohnbaren Raum fest. Eine solche Verschiedenheit ist dadurch bedingt, daß die an sich migrationsfähigen Tiere bei ihrer Ausbreitung auf unüberschreitbare Hindernisse stoßen, etwa Ströme, Gebirge, Meere usw. Dabei ist vorausgesetzt, daß die Entstehungszentren der verschiedenen Familien verschieden sind, eine Voraussetzung, die hier nicht näher zu erläutern ist, die aber wohl ziemlich allgemein als richtig angesehen wird. Dann aber können diese Schöpfungsherde auch in ganz verschiedenen, klimatischen Zonen liegen; sie können sich in tropischen oder subtropischen oder in kalten Gebieten finden. Eine Lungenschnecke, die etwa in gemäßigter Zone entstanden ist, würde auf ihrer Wanderung auch in Gebiete mit tropischem Klima gelangen, also in Gebiete mit gänzlich veränderten Lebensbedingungen, unter denen sie nicht auch notwendigerweise lebensfähig zu sein braucht. So kommt zu den obengenannten Verbreitungsschranken eine weitere, fast selbstverständliche,

1. Das Klima.

Es scheint zweckmäßig, die Wirkung der einzelnen Teilfaktoren: Wärme, Licht, Luft und Wasser, nacheinander kurz zu betrachten, obwohl sie alle in mehr oder weniger unlösbarem Zusammenhang stehen. Zu-

C. R., Ein Beitrag zur Erforschung der europäischen Heliciden. — Ibid. XLI, 1909; ders., Einige Worte zu: Noch einmal „die Verwandtschaftsbeziehungen der *Helix*-Arten aus dem Tertiär Europas". — Ibid. XLIII, 1911; — Pfeffer, G., op. cit.

sammenfassend sind solche Fragen in neuerer Zeit, soviel ich sehe, nur von Geyer*) und Økland**) behandelt worden.

a. Die Wärme.

Wir sahen schon in ganz anderem Zusammenhang (S. 1100), welchen Einfluß die Wärme auf die Entwicklung der Lungenschnecken ausübt. Kaum weniger, wenn auch viel abgestufter, macht er sich nun auch für die erwachsenen Tiere geltend. Nehmen wir das mitteleuropäische Faunengebiet, das in dieser Hinsicht wohl am besten bekannt ist, so finden wir, von den zwischen der südlichen Gebirgskette und dem hohen Norden liegenden Gebieten ausgehend, nach beiden Richtungen hin eine an Arten- und Individuenzahl ärmer werdende Fauna. Nicht zuletzt ist es die Temperatur, die diese Erscheinung bedingt. Das geht auch daraus hervor, daß südwärts gerichtete Hänge und wärmespeichernde Gesteine um so ausschließlicher bewohnt werden, je näher sie den Schneegrenzen liegen. Es ist natürlich, wenn man immer wieder versucht hat, einen Zusammenhang zwischen den Artgrenzen und den Isothermen irgendeines Zeitraumes zu finden. Johansen***) hat diejenigen Ursachen zusammengestellt, die eine angebliche Übereinstimmung zwischen den Nordgrenzen dänischer Landgastropoden und den Juli-Isothermen dartun. Økland dagegen zeigt, daß, wenn überhaupt eine Parallele vorhanden ist, diese mit den Januar-Isothermen besteht. Fig. 560 mag diese annähernde Übereinstimmung zeigen. „Man darf jedoch die besprochene Ähnlichkeit nicht zu stark betonen. Selbst bei den Arten, deren Grenze mehr als andere den Januar-Isothermen folgt, ist niemals von genauer Übereinstimmung die Rede. Es fällt schwer zu glauben, daß die Ähnlichkeit ein Kausalverhältnis ausdrücken sollte“ (Økland). So kommt Økland zu dem Schluß, daß zunächst wenigstens noch nichts über solche Parallelen auch nur mit einiger Sicherheit zu ermitteln ist. Geyer dagegen bezeichnet solche Versuche überhaupt als aussichtslos, „weil die übrigen ökologischen Einflüsse den der Wärme durchkreuzen“. Man wird ihm darin durchaus recht geben müssen. Wir werden solche andere Einflüsse noch kennenlernen.

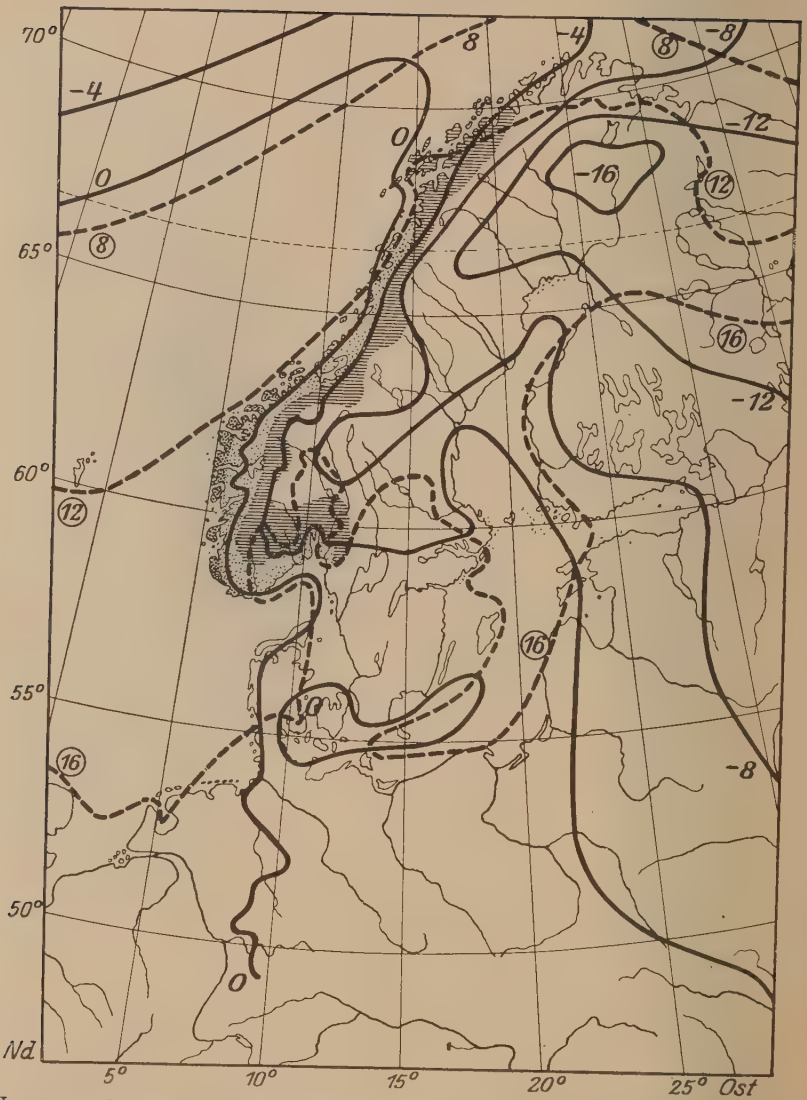
Aber nicht nur in großen Gebieten, sondern auch auf kleinen Flächen macht sich der Temperatureinfluß gestaltend und ordnend bemerkbar. „An Bergen und kleinen Flächen, den Dämmen und Böschungen der Straßen und Eisenbahnen ... sitzen die stenotherm kaltliebenden Tiere

*) Geyer, D., Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. — 3. Aufl. — Stuttgart 1927; auch „Die Weichtiere Deutschlands“ — Naturwiss. Wegweiser, Serie A, Bd. VI, 1909.

**) Økland, F., Die Verbreitung der Landgastropoden Norwegens. — Skrift. Norsk. Vidensk. Akad. Oslo, I, 1925.

***) Johansen, A. C., Om den fossile kvartaere Molluskfauna i Danmark og dens Relationer til Forandringer i Klimaet. Land- og Ferskvandsmolluskfaunaen. — Dissert. Kopenhagen 1904.

Fig. 560.



Hauptzüge der Lage der Januar-Isothermen (——) und der Juli-Isothermen (– – –) in der nördlichen Hälfte Mitteleuropas und schematische Übersicht einiger Verbreitungsklassen norwegischer Landgastropoden; eng punktiert: Westformen (*Arion intermedius, Acanthinula lamellata, Lauria cylindracea*); weit punktiert: Küstenformen (*Hyalinia nitidula, H. pura, H. cellaria, H. alliaria, Arion ater, Pyramidula rotundata, Helix hortensis, Clausilia dubia, Balea perversa, Vertigo pygmaea*); — wagrecht schraffiert: Semitotalformen (*Limax cinereoniger, Vitrea crystallina, Arion circumscriptus, Fruticicola hispida, Clausilia bidentata, Vertigo lilljeborgi, V. substriata, V. pusilla, Succinea putris, S. oblonga, Carychium minimum*).

Nach Økland, kombiniert.

in den sonnabgewandten Einsenkungen des Bodens, die warmliebenden auf den offenen, sonnwärts gerichteten Flächen und Kanten. Die Heideschnecken setzen sich am Grashalm dem Sonnenstrahl aus; die Felsbewohner genießen im Mulm den »sonnigen Schatten«“ (Geyer).

Diese Verschiedenheiten in der Temperaturanpassung führen dann dazu, daß Pulmonaten selbst dort vorkommen, wo sie 9 Monate im Jahr von Schnee bedeckt oder vom Eis eingeschlossen sind, so z. B. *Vitrina*-Arten u. a. Im allgemeinen aber zwingt die winterliche Kälte zur Ruhe. Teils ziehen sich die Tiere mehr oder weniger tief in die Erde zurück, teils schließen sie ihr Gehäuse mit Schleimhäuten oder, wie unsere *Helix pomatia*, mit einem Kalkdeckel, dem Epiphragma; die Tiere verfallen in einen Winterschlaf. Da ist es natürlich, daß der Beginn des Winterschlafes vom Einsetzen der Kälte abhängt. Young (1059) gibt hierfür ein sehr treffendes Beispiel. Er stellte die Zeit des Eindeckelns und des Erwachens von *Helix pomatia* fest für zwei verschieden hoch gelegene Orte, und zwar für Genf (330 m) und Sonzier (580 m) und erhielt:

Jahr	Erwachen im Frühjahr		Eindeckeln im Herbst	
	Genf	Sonzier	Genf	Sonzier
1882	29. März	11. April	3. November	7. Oktober
1883	4. April	16. April	18. November	5. Oktober
1884	9. März	2. April	30. Oktober	24. September
1885	16. März	2. April	9. November	1. Oktober
1886	25. April	6. Mai	—	—

Die Dauer des Winterschlafes variiert also zwischen $4^1/_2$ und $6^1/_2$ Monaten, je nach der Temperatur.

Es sei aber hier erwähnt, daß das Eindeckeln bzw. der Winterschlaf nicht mehr allein durch die Kälte bedingt ist, sondern bereits zu einer Eigenart des Organismus geworden ist, da, wie Bellion (2726) u. a. zeigen konnten, sich Weinbergschnecken auch eindeckeln, wenn sie bei höherer Temperatur gehalten werden, und da bereits gedeckelte Schnecken durch Wärme allein nicht zu anomaler Zeit zum Leben erweckt werden können.

Die klimatischen Gegensätze treten im Wasser, das ja thermisch ausgeglichener ist, zurück, so daß solchen Formen im allgemeinen eine größere Verbreitung möglich ist als den Landformen. Dieser Vorteil kommt dann auch den Arten zugute, die in ständiger Berührung mit dem Wasser leben. Daher schließen sich auch die Landschnecken bei ihrem Vordringen in kalte und rauhe Gebiete enger an das Wasser an.

Und endlich wirkt die Temperatur auf die Gesamterscheinung der Tiere: Wärme fördert das Größenwachstum und die Dicke der Schalen. In der Kälte finden wir meist nur dünne, kleine Schalen und dunkle Farben.

Die Temperatur wird bedingt durch die Sonne; d. h. mit ihr in engerem Zusammenhang steht ein zweiter Faktor,

b. Das Licht,

dessen Einfluß sich hauptsächlich in der Farbe der Gehäuse äußert. Das Licht bedingt bunte Farben, Dunkelheit dagegen trübe Farben oder Farblosigkeit. So sind die Schalen „im grellen Licht des offenen Geländes milchweiß, reflektierend, im Halbschatten des Gebüsches bunt, im Düster des Waldes einfarbig braun und grau, im völligen Dunkel unter Steinen und in der Erde farblos, glashell“ (Geyer). Da sich nun die Schnecken bei ihrer Verbreitung in kältere Gegenden mehr und mehr unter die Deckung, d. h. vom Licht zurückziehen, so wird es verständlich, daß die bunten und milchweißen Formen mehr auf die wärmeren, südlicheren Gebiete beschränkt bleiben.

c. Die Luft und der Wind

spielen nur eine relativ geringe Rolle. „Sauerstoffarmut macht sich im Wasser als Hemmung geltend. Sie kennzeichnet den Sumpf, in dem die vom Sauerstoffgehalt des Wassers abhängigen Schnecken zurücktreten“ (Geyer). So mag es kommen, daß vielfach bewegte und kalte Gewässer reicher belebt sind.

Daß der Wind für eine passive Verbreitung vornehmlich kleiner, an trocknem Laub haftender Schnecken in Betracht kommen kann, sahen wir schon oben (S. 1285). Im übrigen ist die Wirkung der bewegten Luft mehr eine indirekte, insofern als sie einen sehr wesentlichen Faktor bedingt,

d. Die Feuchtigkeit bzw. Trockenheit.

R. Hesse*) teilt die Lufttiere ein in Feuchtlufttiere und Trockenlufttiere (hygrophile und xerophile Tiere) und rechnet zu ersteren auch die Schnecken. „Doch gilt das nicht ausnahmslos. . . . . Manche Schnecken leben ausschließlich an dürren Südabhängen, wie *Buliminus detritus* und die *Xerophila*-Arten“ (R. Hesse). Trotz dieser Ausnahmen, die vielleicht doch nur scheinbar solche sind, können wir die Pulmonaten als typische hygrophile Tiere betrachten. „Mehr als Wärme, Licht und Luft entscheidet das Wasser über ihre Daseinsmöglichkeit. Alle Lebensvorgänge der Tiere vollziehen sich unter seinem unmittelbaren Einfluß; es weist ihnen die Wohnplätze an und grenzt sie ab; es prägt sich in der Zusammensetzung der Bestände und im Äußeren der Tiere aus“ (Geyer). Man kann aber innerhalb der Landschnecken Unterabteilungen aufstellen hinsichtlich ihres stärkeren oder geringeren Feuchtigkeitsbedürfnisses. Geyer unterscheidet im Anschluß an die Pflanzengeographen folgende drei Gruppen:

Hygrophile: die in unmittelbarer Berührung mit dem Wasser leben, an den Ufern oder in den vom Wasser durchtränkten Moosen und pflanzlichen Resten der Quellen, Sumpfränder, Flußtäler und Schluchten; im extremsten Falle fast amphibisch (z. B. *Succinea pfeifferi*),

*) Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. — Jena 1924 (S. 384); auch Geogr. Ztschr., XIX, 1913.

Mesophile: die sich an das Gebüsch, den Wald, die Wiesen, den Mulm halten;

Xerophile: die die südwärts gerichteten, baumfreien Abhänge, Heiden, Böschungen und Kulturgelände bewohnen.

So „macht sich die Feuchtigkeit geltend als anziehende und verteilende Kraft". Der hohe Feuchtigkeitsgehalt der Luft in den Küstengebieten ermöglicht z. B. den Helicellen eine Lebensweise, die sie unmittelbar den Sonnenstrahlen aussetzt. „In den Alpen erhalten die Außenketten mehr Regen als die inneren. Diese haben ein kontinentales, jene ein ozeanisches Klima mit einer ausgesprochen feuchtliebenden Fauna, der subalpinen" (Geyer).

Wesentlich ist auch die Taubildung, die allein den wenigen „Wüstenschnecken" eine Existenz ermöglicht. In ihr liegt auch die Bedeutung der Nacht für unsere Tiere, die wir während trockner, regenloser Perioden fast nur am frühen Morgen und gegen Abend außerhalb ihrer Schlupfwinkel treffen.

Der auf die Gestaltung des Individuums wirkende Einfluß der Feuchtigkeit äußert sich darin, daß er das Wachstum fördert und große, dünnschalige, glänzende, einfarbige Gehäuse entstehen läßt, während Trockenheit kleine Schalen (Hungerformen) mit leicht abspringendem Periostracum erzeugt.

Den Gefahren anhaltender Trockenheit sind naturgemäß die Nacktschnecken stärker ausgesetzt als die Gehäuseschnecken. Erstere verkriechen sich dann zwischen Mulm, Laub, Moos oder bohren sich direkt in die Erde ein. Kleinere Schalenschnecken tuen meist dasselbe, ziehen sich aber gleichzeitig in ihre Gehäuse zurück und sind so gegen Austrocknung geschützter. Größere Arten überstehen Trockenperioden, indem sie sich in die Schale zurückziehen und die Öffnung mit einer oder mehreren Schleimhäuten überziehen. Daß dadurch tatsächlich die Verdunstungsgeschwindigkeit beträchtlich herabgemindert wird, haben Künkel's Versuche (2119) gezeigt, auf die wir schon oben (S. 1047) eingegangen sind.

Auf die chemischen und mechanisch-physikalischen Verhältnisse des Wassers, soweit es Lebensgebiet der Basommatophoren ist, kommen wir in etwas anderem Zusammenhang zurück (s. S. 1320).

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß dort, wo alle Klimafaktoren in optimaler Bedingung vorherrschen, die günstigsten Lebensbedingungen zu finden sind. Und was hier im wesentlichen für die mitteleuropäische Fauna festgestellt wurde, das gilt ohne Zweifel auch für andere Gebiete. Es sei nur ein Beispiel genannt: Die Grenze des Verbreitungsgebietes der Vaginuliden (Fig. 561) fällt in überraschender Genauigkeit fast mit den Palmengrenzen zusammen. Wir dürfen also wohl annehmen, daß die klimatischen Bedingungen, die den Palmen die Existenzmöglichkeit gewährleisten, die gleichen sind wie für die Vaginuliden und daß es nur solche sind, die die notwendigen Lebensbedingungen bieten.

2. Der Boden.

Neben den klimatischen Faktoren spielen bei der Verbreitung der Pulmonaten auch die Bodenverhältnisse eine nicht unbedeutende Rolle. Freilich ist es in der Regel nicht die mineralogische Beschaffenheit des Untergrundes, die direkt beeinflussend wirkt, sondern mehr die Art der Gesteins- bzw. Bodenoberfläche. Es ist allgemein bekannt, daß Kalkformationen reicher an Gehäuseschnecken sind als jene Bodenformationen, die wenig oder keinen Kalk enthalten, wie etwa Sandstein oder Urgebirge. Von dieser Tatsache ausgehend, ist ein langer Kampf der Meinungen entstanden, ob die „Kalkstetigkeit" durch den chemischen Einfluß des Bodens bedingt sei oder nicht. Clessin (473*) u. a. vertreten den ersteren Standpunkt; Jordan (2367), Geyer**), Wächtler***) u. a. dagegen lehnen einen direkten chemischen Einfluß ab. Vielmehr seien es die mechanischen und

Fig. 561.

physikalischen Zustände der Kalkformation. „Der klüftige Bau eignet sich zur Aufnahme und Speicherung von Wasser und Luft und damit auch von Wärme" (Geyer). Nicht der Kalk als solcher, sondern nur als Wärmesammler bedingt die Anhäufung gewisser wärmeliebender Arten, die in warmen Gebieten, etwa am Mittelmeer, gegen den Untergrund gleichgültig sind. „Dem Gebirgsbau entspricht die Gestaltung der Oberfläche, wie sie durch Verwitterung und Abwaschung zustande kommt. Auch nach dieser Seite hin ergeben sich auf dem Kalkboden die günstigen Voraussetzungen für eine Besiedelung der Schnecken. Die Erosion erzeugt enge und tiefe, dunstige Schluchten, schattige Täler; in der Verwitterung

*) Clessin, S., Über den Einfluß der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken. — Jahreshft. Ver. Vaterl. Naturkd. Württemberg, 1897.

**) Geyer, D., s. Anm. S. 1313.

***) Wächtler, W., Die Gastropodenfauna des sächsischen Vogtlandes. — Mittlg. Vogtl. Ges. Naturforschg., II, 1925.

reißen die Felsen auf und bröckeln, Stufen bildend, ab; die Trümmer häufen sich an; aus dem Gefüge sproßt eine reiche Pflanzenwelt hervor und legt sich wie eine Decke über das Gestein; Verwitterungserzeugnisse und Zersetzungsrückstände sammeln sich als feiner Humus zwischen den Gesteinstrümmern an; auch bei Zutritt von Sonne und Wind wird das Wasser in der Bodenrinde festgehalten. An jeder Ruine wiederholen sich dieselben Verhältnisse im kleinen. Das Kalkgestein kann entgegengesetzte Ansprüche befriedigen: in der Schlucht, in der Umgebung der zerstäubenden Quellen findet sich die wärmescheue Hygrophilfauna zusammen; an den besonnten Felsen sitzt, gebettet in Mulm oder eingezwängt in den Spalten und am Wurzelhals der Pflanzen das wärmeliebende Gegenstück. So führt die ökologische Vielseitigkeit zu Reichtum und Mannigfaltigkeit" (Geyer). Dem Kalkstein stehen dann gegenüber die Urgebirge und Sandsteine. Hier erfolgt keine Speicherung und kein Ausgleich der äußeren Einflüsse. Die Oberflächen sind nicht brüchig bzw. nicht klüftig, der Bruch grob auf großen Flächen, der Verwitterungsrückstand ein roher, trockner Sand. Alles ungünstige Bedingungen für die Schnecken.

Einer solchen scharfen, auf rein mechanisch-physikalischer Basis beruhenden Scheidung und den daraus gefolgerten Schlüssen tritt nun in neuester Zeit wieder Reichert*) entgegen. Er erkennt die Beispiele, die Geyer, Wächtler u. a. für ihre Annahmen beibringen, durchaus an, aber er betont, wohl mit Recht, „daß damit das Ausfallen des chemischen Einflusses absolut noch nicht bewiesen ist". Er führt Beispiele an, wo man eine auffällige Verschiedenheit der Schneckenfaunen nicht allein auf mechanische und physikalische Bodenzustände zurückführen kann. So kommt Reichert zu folgendem Schluß: „Die Gehäuseschnecken besitzen die Fähigkeit (Anlage), auf die mechanischen, physikalischen und chemischen Zustände des Kalkbodens positiv zu reagieren. Bei der Wahl zwischen zwei Bodenarten wirken je nach deren Beschaffenheit folgende Faktoren positiv reaktionsauslösend auf die Gehäuseschnecken ein:

1. Kalkarmer und kalkhaltiger Boden stimmen in ihren mechanischen und physikalischen Zuständen überein, unterscheiden sich also nur im Chemismus: positiv reaktionsauslösend wirkt der Chemismus des Kalkbodens.

2. Zwei Bodenarten stimmen in ihrem Kalkgehalt überein, unterscheiden sich aber in ihren mechanischen und physikalischen Zuständen: positiv reaktionsauslösend wirken die günstigen mechanischen und physikalischen Zustände (optimale Feuchtigkeit, Wärme, Zerklüftung);

3. kalkarmer und kalkhaltiger Boden unterscheiden sich in ihren mechanischen, physikalischen und chemischen Zuständen: „positiv reaktionsauslösend wirken die drei Zustände des Kalkbodens in ihrer Gesamtheit" (Reichert).

Ohne Zweifel enthalten Reichert's Ausführungen Richtiges. Dennoch

*) Reichert, W., Ökologische Beobachtungen über die positive Reaktionsfähigkeit der Gehäuseschnecken gegenüber Kalkboden. — Arch. Moll.kd., LIX, 1927.

wäre es wünschenswert, daß die Frage einmal experimentell behandelt würde, um endlich Sicherheit zu bekommen.

Klar liegen dann schließlich die Verhältnisse bei anderen Bodenarten. „Der Sandboden ist extrem in der Wärme- und Wasserleitung, dicht und spröde, nährstoffarm“ (Geyer), also sicher schneckenfeindlich. Das gleiche gilt für Mergel-, Lehm- und Tonboden, die das Wasser ablaufen lassen, ehe es eindringt. Sie „sind zäh in der Nässe, spröde in der Trockenheit, rissig, der Austrocknung ausgesetzt“. Löß verhält sich wie die Kalkformation, nur im kleineren Ausmaß. Er ist porig, kalkhaltig und nimmt Wärme und Wasser auf und „trägt Schnecken da, wo das Wasser wieder austreten kann“. Die Humusböden endlich verhalten sich verschieden. „Torf hat zwar die größte Aufnahmefähigkeit für Wasser, ist aber trocken, wenn er sich über das Grundwasser erhebt; die Humussäure, die er abscheidet, ist schneckenfeindlich. Rohhumus auf dem Trocknen verschließt in der Ortsteinbildung den Boden. Der gewöhnliche Humusboden kommt den Schnecken wie den Gewächsen entgegen“ (Geyer).

So ist also die Bodenbeschaffenheit oft von wesentlicher Bedeutung für die Existenzmöglichkeit der Schnecken und damit für ihre Verbreitung.

3. Das Wasser.

Auch das Wasser, als Aufenthaltsort der Schnecken, nicht als meteorisches Wasser, kann ähnlich wie der Boden durch mechanisch-physikalische und chemische Verhältnisse scheidend und formend wirken. Zunächst ist die Bewegung des Wassers von Einfluß und scheidet in die Formen des stehenden und des bewegten Wassers. Das rasche Gefälle wirkt rein mechanisch, es hindert die Ansiedelung nicht besonders angepaßter Formen. So können sich bis relativ weit hinauf *Radix ovata* und *R. pereger* sowie *Ancylus fluviatilis* halten, während andere auf stille Buchten, tote Arme und Altwässer zurückgedrängt werden. Und so kommt es, daß in Deutschland die Verarmung der Flußfauna in der Richtung von Nord nach Süd fortschreitet, d. h. dem Wasser entgegen. „Unbeeinflußt von der Bewegung steht die Tierwelt der Quellen und der Spaltengewässer.“

Weiter wirkt der Kalkgehalt des Wassers. „Im Torf- und Humusgelände beseitigt der Kalk die hemmende Säure und die Trübung des Wassers und schafft damit üppige Bestände. Wo er ausfällt und sich als Kruste auf den Gehäusen niederschlägt . . . ., hindert er die Tiere an der Bewegung und am Nahrungserwerb und führt zur Verkümmerung“ (Geyer). Das gleiche geschieht auch beim Niederschlag von Eisenhydroxyd in den Sümpfen. Von geringerer, wenn nicht überhaupt ohne Bedeutung aber ist der Kalk für die Schalendicke. „In den Alpenseen besteht ein Unterschied im Kalkgehalt, wenn er je vorhanden ist, nicht in dem Grade, wie er nach dem Unterschied in der Schalendicke der Lymnaeiden angenommen werden müßte. Die dünnen Schalen werden in den steilufrigen, grabenartig zwischen den Ketten des Gebirges eingesenkten

Seen (Königsee, Plansee usw.) oder in den stillen Buchten der Voralpenseen erzeugt; die dicken Schalen entstehen nur in den Seen des Vorlandes, wo am flachen Ufer der Wind den Wellenschlag unterhält" (Geyer). Die Schalendicke ist also nur eine Anpassung an die Wasserbewegung (S. 1323), nicht der Ausdruck verschiedenen Kalkgehaltes. Immerhin wäre eine direkte Beeinflussung nicht undenkbar.

In diesem Zusammenhang mag auch auf etwas hingewiesen werden, was nicht eigentlich hierher gehört, hier aber verständlicher wird. Es ist wiederholt angegeben worden, daß die Süßwasserschnecken gegenseitig ihre Gehäuse benagten, um in kalkarmen bzw. kalkfreien Gewässern ihren Kalkhunger zu befriedigen. Ich glaube aber, man wird doch hier Müller (2137) mehr recht geben müssen, der einen ganz anderen Grund anführt: Die Tiere fressen sich gegenseitig den auf ihren Schalen befindlichen Algenbezug ab und verletzen wohl auch dabei das Periostracum. An diesen so bloßgelegten Stellen wirkt dann kalkarmes Wasser zerstörend, auflösend.

Und schließlich kommt dem Salzgehalt des Wassers eine wesentliche Bedeutung zu. Die scharfe Scheidung der Meeresfauna von der des süßen Wasser verwischt sich etwas an den Küsten, im sogenannten Brackwasser. Entsprechend dieser Dreiteilung finden wir auch unter den Basommatophoren drei Gruppen. Von diesen sind die Meeresformen, wie *Siphonaria*, auf das Seewasser angewiesen, d. h. sie bleiben Wasser geringerer Salzkonzentration fern. Die zweite Gruppe, die Brackwasserarten, Auriculiden, Oncidiiden u. a., sind ohne Zweifel indifferenter, wie allein schon aus ihrem Aufenthaltsort, Flußmündungen, geschlossen werden darf, da dort der Salzgehalt oft nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Soviel ich sehe, liegen keine experimentellen Untersuchungen vor über die Grenzkonzentrationen, die den Lebensbezirk dieser Arten einschränken. Immerhin scheint reines Seewasser ebenso gemieden zu werden wie reines Süßwasser, da anderenfalls nicht zu verstehen wäre, warum diese Formen auf das Brackwassergebiet beschränkt bleiben. Die Süßwasserformen endlich meiden im allgemeinen salzhaltige Gewässer, vermögen aber, zum Teil wenigstens, in schwachem Salzwasser zu leben. Jaeckel*) stellte für die Sperenberger Salzgewässer fest, daß sie, soweit sie höheren (1,0—1,45‰) Salzgehalt haben, molluskenlos sind, soweit sie niedrigeren (0,3—0,4‰) Salzgehalt besitzen, eine artenarme Molluskenfauna enthalten. Er vergleicht diese Befunde mit denen der Mansfelder Seen und dem Brackwasser der Ostsee. Für diese Fundorte konnten folgende Arten zusammengestellt werden**):

*) Jaeckel, S., Die Molluskenfauna der Sperenberger Salzgewässer. — Zeitschr. Wiss. Biol., Abt. A. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, III, 1925.

**) Vergl. hierzu: Reinhardt, O., Mitteilungen über die Molluskenfauna des salzigen Sees .... bei Halle. — Nachr.bl. Malak. Ges., III, 1871. — Goldfuß, O., Beitrag zur Molluskenfauna der Mansfelder Seen und ihrer nächsten Umgebung. — Nachr.bl Malak. Ges., XXVI, 1894.

Zacharias, O., Zur Kenntnis der Fauna des süßen und salzigen Sees bei Halle. — Zeitschr. Wiss. Zool., XLVI, 1888.

	Mansfelder		Sperenberger See	Ostsee	
	salziger See	süßer See			
	0,15% *NaCl*	0,3% *NaCl*	0,3—0,4% *NaCl*		% *NaCl*
Lymnaea stagnalis	+	+	+	++*)	bis 0,46
„ *auricularia*	+	−	−	+	0,3
„ *ovata*	+	+	+	+++	bis 0,7
„ *peregra*	+	−	−	+	„ 0,3
„ *palustris*	+	+	+	++	„ 0,6
„ *truncatula*	+	−	−	+	„ 0,6
Physa fontinalis	+	−	−	+	„ 0,2
Planorbis planorbis	+	+	+	+	„ 0,3
„ *carinatus*	−	−	+?	+	„ 0,2?
„ *vortex*	−	+	−	+	„ 0,2
„ *leucostoma*	−	+	−	−	−
„ *contortus*	+	−	−	+	sehr schwach
„ *glaber*	+	+	−	−	−
„ *complanatus*	+	−	−	−	−
„ *nitidus*	−	+	−	+	sehr schwach
„ *nautileus*	+	+	−	−	−
„ *corneus*	−	−	−	+	sehr schwach
„ *albus*	−	−	−	+	0,17
Ancylus fluviatilis	+	−	−	−	−
Acroloxus lacustris	+	+	−	−	−

Die Fundorte in der Ostsee häufen sich nach Osten zu entsprechend dem geringeren Salzgehalt, eine schon längst bekannte Tatsache. Aus der obigen Zusammenstellung geht hervor, daß sehr viele unserer deutschen Süßwasserpulmonaten in schwach salzhaltiges Wasser vordringen können. Den faunistischen Befund konnte Jaeckel auch durch einige Experimente bestätigen. Seine Versuche waren nur kurzfristig und sollten nur zeigen, daß die Arten im Brackwasser leben können. Beudant**) suchte die Grenzkonzentration festzustellen. Es gelang ihm innerhalb von 6 Monaten, Tiere der Gattungen *Lymnaea*, *Physa*, *Planorbis* und *Ancylus* an eine 4%ige Salzlösung zu gewöhnen. Trotzdem kann man Salzwasser mit Konzentrationen über 0,5% im allgemeinen als Grenze für die Süßwasserarten gelten lassen, d. h. diese sind letzten Endes doch auf das Süßwasser beschränkt.

4. Anpassung.

Die vorstehenden Ausführungen haben gezeigt, wie verschiedenartige Faktoren die Fauna beeinflussen und der Verbreitung Schranken setzen.

*) Die Anzahl der + bedeutet die Häufigkeit des Vorkommens im Brackwasser: +++ sehr verbreitet; ++ verbreitet; + nur an zerstreuten Orten.

**) Beudant, Sur le possibilité de faire vivre des Mollusques d'eau douce dans les eaux sallés. — Ann. Chim. Phys., 1816 (fide Jaeckel).

Wenn aber an einem relativ trocknen, warmen Standort gewisse Arten leben, während anderen das dort nicht möglich ist, so ist das eben eine Anpassung der Art an das so beschaffene Gebiet. Und wenn Wärme dickschalige, Kälte dünne, kleine Gehäuse bedingt, so ist auch das als Anpassung an die Temperatur aufzufassen, denn die dickere Schale schützt besser gegen Austrocknung als die dünne. In diesem Sinne sind also letzten Endes alle die im vorhergehenden Abschnitt angeführten Beispiele auch solche für die Anpassung. Fassen wir diese kurz zusammen, soweit sie die Schale betreffen, so ergibt sich:

Feuchtigkeit fördert — große (dünne) Schale,
Trockenheit hemmt — kleine Schalen, abspringendes Periostracum
Wärme fördert — dicke Schalen,
Kälte hemmt — dünne, kleine Schalen,
Licht fördert — bunte Farben,
Dunkelheit hemmt — trübe Farben, Farblosigkeit.

Gerade hinsichtlich der Farben lassen sich noch weitere Gruppierungen vornehmen, die durchaus als Anpassungen gelten müssen. Die Bodenschnecken, die meist unter Deckung auf der Grenze von Licht und Dunkel leben, weisen in der Regel braune Farben auf. Baum- und besonders Felsenschnecken zeigen mehr Grau, eine Anpassung an Baumrinde und Fels. Die viel ohne alle Deckung direkt in der Sonne lebenden Heideformen zeigen oft Weiß, z. T. mit braunen Bändern (dürre Grashalme). Im lichten Wald und Gebüsch, in Park- und Baumanlagen tritt uns größere Buntheit entgegen, gelbe und rote Grundfarben mit wechselvoller Bänderung, welche die Lichteffekte der durchs Gezweig sich zerteilenden Sonnenstrahlen wiederspiegelt (Geyer).

Auffallender gestalten sich die Anpassungen im Wasser. Hier ist es zunächst der Einfluß des Raumes, der bei geringer Ausdehnung nur kleinen Arten Lebensraum und genügend Lebensbedingungen gewähren kann. Größere Arten können sich nicht ausreichend ernähren, sie werden zu Hungerformen. Wir sahen schon, daß in rasch fließenden Gewässern hauptsächlich nur kleine Arten sich halten können. Von größeren Formen vermögen nur die kleineren Individuen zu bestehen, es werden sich also Zwergformen herausbilden. In gleicher Richtung wirken flachufrige, windbewegte Seen. Dazu kommen besondere Anpassungen. Im bewegten Wasser ist das Verhältnis von Adhäsionsfläche (Mündung der Schale) zur Angriffsfläche (Schalenoberfläche) ein viel geringeres als im ruhigen Wasser. So ist es bei *Ancylus* etwa 1 : 1,5 bis 2, bei den im stillen Gewässer lebenden Planorbiden dagegen 1 : 12 (*Pl. corneus*) oder 1 : 20 (*Pl. planorbis*). Daher wagen sich die meisten Planorben nicht ins bewegte Wasser, während *Ancylus*, angepaßt an das Ansaugen auf fester Unterlage, den schlammigen Grund stiller Wasser meidet. Daß die Dickschaligkeit der in den Seen des Alpenvorlandes lebenden Arten, im Gegensatz zu den dünnschaligen

Formen tief eingesenkter Alpenseen, durch den Wellenschlag (nicht durch stärkeren Kalkgehalt) bedingt wird, hörten wir schon (S. 1321). Und endlich kann sich der Umriß, die Form, weitgehend anpassen. „Auf der Schlammbank und auf den Algen- und Moosrasen ... streckt und dehnt sich die Kriechsohle der Schnecken und stellt ... eine möglichst große Berührungsfläche her. Dabei weitet und rundet sich die Mündung; zuweilen wird der Rand hutähnlich nach außen umgeschlagen. Ein gegensätzliches Ergebnis stellt sich auf den Steinen ein. Das feste Ansaugen ... geschieht unter Zusammenziehung der seitlichen Fußmuskeln, und wie die Haftfläche verschmälert sich dann die Mündung (*Radix tumida*). ... Die wanderfähigen großen Lymnaeiden gelangen in ruhigen Zeiten von einer Unterlage auf die andere und müssen dann auch ihre Haltung ändern, so daß die Schale Buckeln und Wülste bekommt. Die sonderbarsten Verzerrungen stellen sich bei *Lymnaea stagnalis* ein, wenn sie sich im Geschaukel der Wogen an den starken Schilfstengeln festhält. Mit der Sohle sucht sie das Rohr zu umklammern, und der in dieser Stellung angebaute Schalenzuwachs krümmt sich wie eine Kralle einwärts. ... Die Mündung wird zur Rinne" (Geyer). So läßt die Gehäuseform allein schon mancherlei Rückschlüsse zu auf die Lebensweise und den Standort der Tiere.

Was hier wieder im wesentlichen an mitteleuropäischen Arten festgestellt wurde, darf ohne Zweifel auch für andere Formen anderer Gebiete gelten. Und was wir hier für die rezente Fauna fanden, trifft sicher auch für fossile Faunen zu. So wird heute ziemlich allgemein angenommen, daß die Umwandlung des *Planorbis multiformis* von Steinheim unter Einfluß äußerer Faktoren (Temperaturerhöhung, Verlandung) erfolgte.

B. Das Verhältnis zu anderen Organismen.

1. Schnecken und Pflanzen.

a) Pflanzenwelt und Pulmonatenverbreitung.

Die meisten Pulmonaten sind Pflanzenfresser, und nur relativ wenige nehmen auch oder ausschließlich Fleischnahrung an. Wie wir schon früher (S. 1003) sahen, finden sich gewisse Arten an dieser oder jener Pflanze häufiger als an einer anderen; aber ausgesprochene Spezialisten scheint es nicht zu geben. Wenn auch manche *Limax*-Art in der Natur fast reiner Pilzfresser ist, in Ermangelung von Pilzen nimmt sie doch auch andere Kost. So mag es kommen, daß sich keine unbedingte Anhängigkeit gewisser Schnecken von bestimmten Pflanzen herausgebildet hat.

Ungleich wichtiger ist vielmehr der Einfluß, den die Pflanzenwelt auf Wärme und Feuchtigkeit vermittelt, wobei „sich die Pflanze mittelbar im Zusammenhang mit dem Boden und unmittelbar aus sich selbst heraus beteiligt als Unterlage und Deckung" (Geyer). Auf die Wichtigkeit dieser beiden Faktoren, Wärme und Feuchtigkeit, für die Schnecken haben wir ja schon wiederholt hingewiesen. Unter diesem Gesichtspunkt bedingt die

Pflanzenwelt oft eine sehr verschiedene Verbreitung der Arten oder auch Familien.

So ist der Laubwald stets viel molluskenreicher als der Nadelwald. Er läßt im Frühjahr die ersten wärmenden, aber doch noch milden Sonnenstrahlen auf den Boden gelangen, um diesen zu erwärmen. Andererseits schützt im Hochsommer das Laubdach vor Austrocknung des Bodens. Der Nadelwald dagegen ist lichtarm und verhindert in geschlossenen Beständen das Emporkommen des Gesträuches und der Kräuter. Die abgefallenen Nadeln bilden am Boden einen dichten Filz, der weder warmen, noch geräumigen Aufenthalt bietet. Das zu Boden fallende Laub dagegen bildet „eine warme (schlechte Leitung, Gärung) und feuchte Schutz- und Nährschicht (für Moderfresser)" (Geyer).

Die gleichen Faktoren bedingen auch, daß auf Wiesen nur kleine Arten aufkommen, da nur enge Räume zur Verfügung stehen. Größere Arten suchen Baum- und Gartenanlagen, Gebüsche, Hecken und lichte Wälder auf.

Auch im Wasser kann dichter Pflanzenwuchs beeinflussend wirken, insofern er z. B. Lymnaeen fernhält, die mit ihrer breiten Sohle nur auf Schlammgrund oder Blätter angewiesen sind, während die schmalsohligen Planorben sich dort aufhalten können.

Diese Feststellungen, die vornehmlich im deutschen Faunengebiet gemacht worden sind, gelten ganz sicher auch für andere Gegenden, mögen diese in gemäßigten oder tropischen Zonen liegen. Der Urwald bietet anderen Formen Lebensmöglichkeit als die Steppe usw. So vermag die Flora sehr wohl Einfluß auf die Schneckenfauna zu gewinnen und kann sogar als trennende Schranke wirken.

b) Malakophilie.

Daß die Blüten mancher Pflanzenarten von Schnecken bestäubt würden, hat als erster wohl Delpino*) behauptet auf Grund von Beobachtungen, die er an *Rhodea japonica*, einer Pflanze aus der Verwandtschaft der Asparagineen, gemacht hatte. Er bezeichnet die Form und Einrichtung der Inflorescenz dieser Pflanzen direkt als „apparecchio reptatorio" und nannte die Pflanzen „malakophil"; auch beobachtete er Schnecken (*Helix aspersa, vermiculata* u. a.), die begierig das dickfleischige, gelbliche Perigon verzehrten und sich dann auf einen anderen Kolben begaben. Später sind dann noch eine ganze Anzahl anderer Araceen angeführt worden, bei denen Schnecken vornehmlich oder wenigstens gelegentlich als Bestäuber in Frage kommen sollen**). Außer den schon

*) Delpino, F., Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. — Atti Soc. Ital. Sc. Nat., XI, 1868; XII, 1869; XIII, 1870; XIV, 1873; XVII, 1874.

**) Nach einer Zusammenstellung von Zaunick (2182) werden die folgenden Arten genannt: *Alocasia odora, Typhonium cuspidatum, Arisaema filiforme, Atherurus tripartitus, Amorphophallus variabilis, Anthurium* spec., *A. coriaceum, A. martia-*

angeführten Schnecken werden noch genannt *Agriolimax agrestis* und *Cepaea hortensis*. Ferner werden noch eine Anzahl Pflanzen angeführt, an denen Schnecken beobachtet und als Bestäuber angenommen wurden:

Chrysosplenium alternifolium)*	*Succinea*-Arten
*Leucanthemum vulgare**)*	*Agriolimax agrestis, Limax brunneus*
*Colchicum autumnale***)*	*Limax cinereus (?)*
Phyteuma spec.†)	Art nicht bekannt
Campanula spec.††)	*Fruticicola hispida*
Lemna spec.†††)	*Lymnaea* spec., *Planorbis* spec., *Succinea* spec.

Zaunick (2182) faßt alle diese Beobachtungen dahin zusammen: „Die Möglichkeit, daß Schnecken als Pollenüberträger und damit auch als Befruchter den Pflanzen dienen können, ist dann gegeben, wenn kleine Blüten dicht nebeneinanderliegen, oder wenn Antheren und Narben sich nur ganz wenig aus flachen Blüten erheben. Es kann dann geschehen,

---

num, *Gymnostachys* spec., *Monstera pertusa*, *Sauromatum venosum*, *Symplocarpus foetidus*, *Philodendron bipinnatifidum*, *Arum maculatum*, *Calla palustris*.

Als Autoren kommen in Betracht:

Baroni, E., Ricerche sulla struttura istologica della *Rhodea japonica* Roth e sul suo processo d'impollinazione. — Nuove Giorn. Bot. Ital., XIV, 1892.

Engler, A., Beiträge zur Kenntnis der Araceae IV. — Bot. Jahrb., IV, 1883.

Engler, A., Monographiae Phanerogamarum. II. Araceae. — Paris 1889.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, I, S. 96; II, S. 426. — Leipzig 1898/99.

Ludwig, F., Über eine der Schneckenbefruchtung angepaßte Blüteneinrichtung. — Kosmos, 6. Jahrg., XI, 1882.

Ludwig, F., Zur Anpassung des *Philodendron bipinnatifidum* Schott. — Kosmos 8. Jahrg, XIV, 1884.

Ludwig, F., Die Beziehungen zwischen Pflanzen und Schnecken. 1. Malakophilie. — Bot. Centralbl., Beiheft I, 1891.

Ludwig, F., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. — Stuttgart 1895.

Müller, F., Wird *Philodendron* durch Schnecken bestäubt? — Kosmos, 8. Jahrg., XV, 1884.

Trelease, W., On the fertilisation of *Symplocarpus foetidus*. — Amer. Natural., XIII, 1879.

Warming, E., Smaa biologiske og morfologiske bidrag. — Bot. Tidsskrift, (3) II, 1877.

Warming, E., Tropische Fragmente. 1. Die Bestäubung von *Philodendron bipinnatifidum*. — Bot. Jahrb., IV, 1883.

*) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, II, 1898, S. 454. — Müller, H., Die Befruchtung der Blumen.

**) Ihering, H. v., Zur Frage der Bestäubung von Blüten durch Schnecken. — Kosmos, 9. Jahrg., XVI, 1885. — Ludwig, F., (561. 562). — Clessin, S., (474).

***) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, I, 1898, S. 96.

†) Meierhofer, H., Einführung in die Biologie der Blütenpflanzen. — Stuttgart 1907, S. 224.

††) Nach v. Martens' Mitteilung an Ludwig in Zaunick (2182).

†††) Delpino, F., Riv. Bot., 1881, 1882. — Ludwig, F., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. — Stuttgart 1895. — Warnstorf, C., Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895. — Verhandlg. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, XXXVIII, 1896.

daß Schnecken, die die Blütenteile abweiden, Pollenkörner gelegentlich mit der Seitenfläche ihres schleimigen Fußes aufnehmen und auf die Narben desselben Pflanzenindividuums oder anderer übertragen. . . . Die Schnecken werden jedoch nur als gelegentliche und zufällige Pflanzenbestäuber auftreten. Daher kann auch von einer ‚Anpassung' verschiedener Pflanzen an Schneckenbefruchtung nicht die Rede sein."

Ehrmann (2084) prüft dann diese Frage erneut, und zwar diesmal mehr von der zoologischen Seite aus, d. h. er sucht durch Experimente festzustellen, ob eine Befruchtung überhaupt möglich ist. Er fand: „Schnecken, die auf den Blütenständen von *Calla palustris* umherkriechen, überziehen dabei die Organe der Bestäubung mit dem Schleimband ihrer Kriechsohle und hindern dadurch die Ausübung des Bestäubungsaktes durch Insekten und andere geeignete Tiere. Eine Übertragung von Pollen auf Narben kann von den Schnecken weder durch die Kriechsohle ihres Fußes" (Schleimband zwischen Sohle und Substrat), „noch im allgemeinen durch die Seitenflächen ihres Körpers" (stetes Abfließen des Körperschleimes; Klebkraft des Schleimes wohl stärker als die der Narben) „vermittelt werden. Sollte in gewissen Sonderfällen, wie beim Abtransport von kleinen Pollenpäckchen, ausnahmsweise eine — bisher noch nicht beobachtete — Pollenübertragung erfolgen, so würde dieser gelegentliche Vorteil durch den vorher bezeichneten Nachteil bei weitem überboten werden." Zu den gleichen Ergebnissen kommt Ehrmann hinsichtlich des Vorkommens von Schnecken auf anderen Pflanzen. „Die Möglichkeit der Pollenübertragung durch Schnecken ist in der Mehrzahl der Fälle ausgeschlossen; wo das nicht der Fall ist, erscheint sie im höchsten Grade eingeengt." Tatsächlich handelt es sich bei den oben angeführten Pflanzen meist nur um gelegentlich auf ihnen beobachtete Schnecken, aber nicht um eine sichere Feststellung einer wirklichen Befruchtung. Da auch Schmid (2160) durch direkte Bestäubungsexperimente mit *Agriolimax agrestis* an *Leucanthemum vulgare* eine Bestäubung in keiner Weise sicherstellen konnte, so muß wohl die alte Anschauung, daß es malakophile Pflanzen gäbe, oder wenigstens, daß Schnecken als Bestäuber in Frage kämen, endgültig beiseite gestellt werden.

c) Epiphytismus und Symbiose.

Daß auf den Gehäusen von Basommatophoren sehr oft Algen zu finden sind, die bisweilen einen dichten Überzug bilden, ist allgemein bekannt. Zaunick (2180) zählt nach einer brieflichen Mitteilung auf: *Cladophora-* und *Vaucheria*-Arten, *Tolypothrix helicophila*, *Chaetophora incrassata*, *Ch. cornu damae*, *Oedogonium* spec., *Calothrix* u. a., während Hansgirg (nach Zaunick) andere Arten fand, z. B. *Pleurocapsa concharum*, *Lyngbya martensiana*, *Protoderma viride* u. a. Kann man aber dieses Zusammenleben als Symbiose ansehen? Ohne Zweifel haben beide Teile Nutzen von dieser Vereinigung. Die Algen geben Sauerstoff ab, der den Schnecken, zumal in stark verunreinigten und kohlensäurereichen Wässern,

besonders nötig ist. Unter solchen Verhältnissen halten aber die Algen auch *Saprolegnia-* und andere Wasserschimmelpilzarten fern. Der oft sehr dichte Algenrasen dient wohl auch gelegentlich als Polsterung und den Schnecken gegenseitig als Nahrung. Dadurch aber würde wieder nach Kammerer (fide Zaunick) die Fortpflanzungstätigkeit der Schnecken erhöht, weil die Tiere durch das Abweiden in engere Berührung gelangten und dadurch mittelbar der Sexualtrieb rege werde. Die Zahlen, die Kammerer mitteilt, sprechen durchaus für eine solche Annahme. 20 erwachsene *Lymnaea stagnalis,* die hauptsächlich mit *Cladophora*-Arten bewachsen waren, wurden innerhalb von 5 Wochen an neun verschiedenen Tagen beobachtet. Die Zahl der Kopulationen betrug hierbei 25; die Algenrasen waren zum Teil abgefressen. Bei der gleichen Anzahl von Kontrolltieren ohne Algenüberzug wurden an denselben 9 Tagen nur 9 Kopulationen beobachtet. Neue und wiederholte Beobachtungen müßten aber doch wohl erst noch den Beweis erbringen, ob es sich bei Kammerer's Versuch nicht nur um ein Zufallsergebnis handelt.

Der Nutzen, den die Algen aus diesem Zusammenleben haben, liegt auf der Hand; sie gelangen mit der beweglichen Schnecke immer in frisches Nährmedium.

Trotzdem wird man Zaunick recht geben, wenn er lieber von Epiphytismus sprechen möchte und nicht von echter Symbiose; denn die Algen kommen nicht nur auf den Schnecken vor, sondern auch auf allen möglichen anderen Gegenständen.

Anders scheint es freilich in einem Fall zu liegen, über den Riedel*) berichtet. Er fand eine *Cladophora* nur auf *Planorbis*, während die im gleichen Behälter lebenden *Lymaea stagnalis, Physa acuta* und *Paludina contecta* frei davon waren. Genauer prüft dann einen ähnlichen Fall Iltis (2113): In einigen Tümpeln bei Brünn fand er auf *Planorbis planorbis* das *Batrachospermum vagum* f. *epiplanorbis.* Andere dort lebende Süßwasserschnecken trugen keine solchen Algen (aber *Lymnaea stagnalis* z. B. die *Chaetophora cornu damae*), und auch sonst war nirgends im Tümpel das *Batrachospermum* zu finden. Zunächst untersuchte Iltis, ob ein beiderseitiger Nutzen der beiden „Symbionten" vorliege. Bei sechs mit der Alge besetzten Planorben waren nach 4 Monaten die Algen noch gut erhalten, während die Batrachospermen auf Schneckenschalenstücken nach dieser Zeit völlig degeneriert waren. Daraus ergibt sich der Schluß, daß die Existenz von *B. vagum* f. *epiplanorbis* nur durch die lebende Schnecke ermöglicht wird, die durch ihre Kohlensäureabgabe die Assimilationstätigkeit der Alge aufrechterhält. Je 3 Planorben, die einen mit, die anderen ohne Algen wurden in ausgekochtem Wasser gehalten. Die algenlosen Schnecken waren nach 10 Tagen tot, die algenbesetzten aber noch am Leben, wenn auch geschwächt. Daraus ergibt sich, daß der von der Alge

*) Riedel K., Mit Algen besetzte Wasserschnecken. — Bl. Aquar.-Terr. Kd., XX, 1909.

beim Assimilationsprozeß verwendete Sauerstoff genügt, um den Tod der Schnecke durch Sauerstoffmangel wenigstens eine gewisse Zeit hinauszuschieben oder in sauerstoffarmen Gewässern ganz abzuhalten. Die gleichzeitigen Freilandbeobachtungen, die Fritsch anstellte, ergaben aber, daß man wohl nicht von einer echten Symbiose sprechen kann. Im Frühjahr, wenn die Tümpel reichlich Wasser enthalten, finden sich die [illegible] auch an anderen Gegenständen. Erst während des Sommers, wenn mit sinkendem Wasserstand die Tümpel mehr und mehr verunreinigt werden, verschwinden die Algen von ihren anderen Wohnplätzen und können sich nur auf der Planorbis-Schale halten. Da sie es nur dort tun und nicht auch auf anderen Schnecken, wird man wohl den Ausdruck Symbiose anwenden dürfen, ihn aber vielleicht dahin einschränken, daß man nur von einer „temporären Symbiose“ spricht. Eine solche würde also bis jetzt nur zwischen [illegible] und Planorbis planorbis mit Sicherheit bestehen. Alle anderen Fälle müssen wir zunächst wenigstens als Epiphytismus ansehen.

Dieses epiphytische Zusammenleben kann aber auch den Schnecken sehr lästig werden und sie in ihrer Bewegungsfreiheit hemmen. So hat Kreidel auf einer Planorbis einen Cladophora-Rasen bis zu 10 cm Länge beobachtet. Brockmeier (S. 456) fand wiederholt ans Land geworfene Planorben und Limnaeen, bei denen der starke Algenbewuchs der Wucht des bewegten Wassers eine zu große Angriffsfläche dargeboten hatte, so daß die Tiere mit fortgerissen worden waren. Nach Kerkhof* soll sogar der zu dichte Cladophora-Bewuchs den Tod mancher [illegible] herbeigeführt haben. In diesem Falle könnte man schon fast von einer weiteren Stufe des Zusammenlebens zweier Organismen reden, vom Parasitismus (s. S. 1530).

2. Schnecken und Tiere.

a. „Symbiose“ bei Pulmonaten.

Semper (1880, in „Existenzbedingungen der Tiere“, Leipzig 1880) berichtet, daß auf den Philippinen [illegible] zusammen mit [illegible] lebe. [illegible] habe die Fähigkeit, durch Ausscheidung des Schleimes sich einen Feind abzuhalten zu können, wie der [illegible] möglich sei. Dafür, daß hier ein Fall echter [illegible] vorliege, spreche auch, daß das [illegible] sehr häufig [illegible] zu finden sei. Als zweites Beispiel wird [illegible] genannt, die von [illegible] aufgesucht würde. Für diesen Fall wird allerdings Semper selbst nicht angegeben, [illegible] sei. Gegen diese Annahmen Semper's wendet sich [illegible] besonders [illegible]**. Die [illegible] von [illegible] und [illegible] zumal sie [illegible] ihre Arten gar nicht [illegible] verhalten. Und auch der zweite Fall ist

* [illegible]

** [illegible] — Senckenberg. Naturforsch. Ges. [illegible]

nicht richtig, da „*Xesta*“ *cumingii* keine *Xesta,* sondern auch ein *Helicarion* sei. Was diesen letzten Fall anlangt, so kann man wohl v. Möllendorff nicht ganz recht geben, und so liegt hier doch vielleicht ein Beispiel echter Mimikry vor. Immerhin wäre eine Nachprüfung der biologischen Verhältnisse sehr erwünscht.

Das gilt dann auch für einen anderen Fall von Mimikry, über den Simroth (2633) berichtet. Hiernach soll *Limax maximus* im Mendelgebiet (Tirol) in Farbe und Zeichnung die *Vipera aspis* (!) nachahmen. Die Übereinstimmung ist ohne Zweifel auffallend, doch ist deshalb die Annahme einer Mimikry nicht im entferntesten erwiesen.

So scheint also Mimikry bei den Pulmonaten, wenn überhaupt, nur sehr vereinzelt vorzukommen.

b) Parasitismus.

α. Ektoparasitismus.

An Pulmonaten finden sich nur ganz vereinzelt Ektoparasiten. Soviel ich feststellen konnte, sind lediglich Infusorien, Milben und Fliegen zu nennen. Von diesen tritt bei Basommatophoren nur ein Infusor auf. Stellen wir die wenigen Fälle zusammen, so ergibt sich:

Infusorien:	*Scyphida physarum* Lachmann*)	auf *Physa fontinalis*, *Planorbis* spec. (kleine Art)
	Conchophthirius steenstrupi Stein**)	auf *Succinea putris*
Milben:	*Micrereunetes limacum* Schrank***)	auf *Limax maximus*†), *L. variegatus*
	Amblyomma variegatum Fabricius††)	auf *Limicolaria adansoni*
	? *Philodromus limacum*†††)	auf *Limax variegatus*
	? *Dermanyssus helicis* Dugès§)	auf *Helix pomatia*

*) Lachmann, C. F. J., Über die Organisation der Infusorien, besonders der Vorticellen. — Müller's Arch. Anat. Phys., 1856. — Claparède E. & J. Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. — Mém. Inst. Nat. Genèvois, V, 1858.

**) Schuberg, A., Die Gattung *Conchophthirius* Stein. — Arb. Zool. Inst. Würzburg, IX, 1889.

***) Schrank, F., Beiträge zur Naturgeschichte. — Augsburg 1776, und Enumeratio Insectorum Austriae indigenorum. — Augustae Vindel., 1781, p. 521. — Beschrieben als *Acarus limacum*, später meist als *Ereynetes limacum* aufgeführt. Diese Angaben stellte mir Dr. H. Graf Vitzthum (Berlin) in liebenswürdiger Weise zur Verfügung, wofür ihm auch hier gedankt sei.

†) Die Angabe dieses Wirtes nach freundlicher Mitteilung von Graf Vitzthum.

††) Fabricius, Supplementum Entomologiae systematicae. — Hafniae 1798; beschrieben als *Acarus variegatus*. Später erwähnt als *Ixodes elegans* von Guérin u. Méneville in „Iconographie du règne animal de G. Cuvier, Paris 1843“ und als *Amblyomma venustum* von Koch in „Systematische Übersicht über die Ordnung der Zecken. — Arch. Naturgesch., X, 1844“ und von Pavesi in „Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, XX, 1883“. Die Zecke ist nicht auf *Limicolaria* spezialisiert, sondern geht auch eine ganze Reihe von Säugetieren an. Auch diese Angaben verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Grafen Vitzthum-Berlin.

†††) Dürfte nach Graf Vitzthum mit *Micrereunetes limacum* identisch sein.

§) Diese Bestimmung einer Milbe, die von Réaumur und Lyonnet auf *Helix pomatia* vorkommen soll, ist, wie mir Dr. Graf Vitzthum mitteilte, sicher falsch. Wenn nicht überhaupt ein Beobachtungsfehler vorliegt, dürfte es sich auch hier um *Micrereunetes limacum* handeln.

Fliegen:	*Wandolleckia achatinae**)	
	(= *W. cooki* Brues)	auf *Achatina* spec.
	*Wandolleckia biformis***)	auf *Achatina* spec.

Pilsbry (2687) beobachtete an einer sehr großen *Achatina* zwei Milben, und auch Stuhlmann gibt den Fund blaßgrüner Milben an *Achatina schweinfurthi* und *A. stuhlmanni* an. Diese Milben seien noch nicht beschrieben. Es muß also die Frage offen bleiben, ob es sich hierbei um *Amblyomma variegatum* gehandelt hat oder tatsächlich um eine neue Art.

Die Milben bewegen sich in mäßiger Anzahl auf den Schnecken umher und flüchten bei Gefahr in die Lungenhöhe ihrer Wirte. Ob die Schnecken irgendeinen Schaden dabei erleiden, ist nicht bekannt.

Recht eigenartig und leider noch recht unbekannt ist das Verhältnis der flügel- und schwingerlosen Dipteren zu den Achatinen. Wandolleck teilt nur folgendes mit: „Sie scheinen sich von dem Schleim der Tiere zu nähren. Sie sind sehr gute Läufer; bei Beunruhigung verlassen sie sehr schnell ihren Wirt, um später wieder zurückzukehren.“ Ähnliches berichten Schmitz**) und Pilsbry*), nach denen die Fliegen sehr schnell auf Schwanz und Schale, selbst in die Lungenhöhle laufen. Die Angaben sind knapp genug, und es bleibt noch recht vieles über die Biologie unklar.

β. Entoparasitismus.

Ungleich häufiger als Ektoparasiten finden wir dann Entoparasiten. Betrachten wir zunächst nur die

Basommatophoren,

so sind hier in erster Linie die Cercarien zu nennen, neben denen das Vorkommen von Nematoden der Gattungen *Phacelura* und *Strongylus*, sowie von *Gordius* mehr nur gelegentlich, zufällig zu sein scheint. In der folgenden Tabelle mögen die Parasiten und ihre Wirte zusammengestellt werden. Auf Vollständigkeit mußte dabei allerdings verzichtet werden, da die Angaben zum Teil in ganz anderer als malakozoologischer Literatur stehen. Ebenso konnte ich hier nicht die neueste Systematik der Parasiten oder gar die Gültigkeit oder eventuelle Identität der einzelnen Arten berücksichtigen. Ich führe lediglich die Namen an, so, wie ich sie finden konnte.

Zuvor sei jedoch eine Zusammenstellung der für diese Tabelle verwendeten Literatur gegeben. Da die Arbeiten, wie eben erwähnt, in ganz anderer als malakozoologischer Literatur stehen und also nicht in die bisherigen Verzeichnisse gehören, seien sie mit besonderer (römischer) Numerierung in alphabetischer Reihenfolge angeführt:

*) Wandolleck, B., Die *Stethopathidae*, eine neue flügel- und schwingerlose Familie der *Diptera*. — Zool. Jahrb. Syst., XI, 1898; auch Pilsbry (2687) und Brues in Ann. Mus. Nat. Hung., V, 1907.

**) Schmitz, H., Biologische Beziehungen zwischen Dipteren und Schnecken. — Biol. Centralbl., XXXVII, 1917; auch Zool. Mededeel. Leiden, II, 1916.

Literatur über die Parasiten der Basommatophora.

I. André, E., Contribution à l'étude de la faune helminthologique de la Suisse. — Rev. Suisse Zool., XXV, 1917.

II. Blacklock, D. B. & M. G. Thompson, Human Schistomiasis due to *Schistosomum haematobium* in Sierra Leone. — Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool XVIII, 1924.

III. Boyd, M. F., A possible intermediate host of *Fasciola hepatica* in North America. — Journ. Parasit., VII, 1921.

IV. Cawston, F. G., South African larval Trematodes and their intermediary hosts. — Trans. R. Soc. South Africa, XI, 1923.

V. ——, Distribution of snailes serving as intermediate hosts of Flukes in South Africa. — Parasitol., XVI, 1924.

VI. Christopherson, J. B., The intermediary hosts of the human Trematodes *Schistosomum haematobium* and *Schistosomum mansoni* in Nyassaland Protectorate. — Nature, London, CXII, 1923.

VII. Cort, W. H., Larval Trematodes from North American fresh water Snails. — J. Parasit., I, 1914.

VIII. Ejsmont, L., Morphologische, systematische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Arten des Genus *Sanguinicola* Plehn. — Bull. Acad. Polon. Sc. Lett. Cl. Sc. Math. Nat., B, 1925.

IX. Ercolani, G. B., Dell'adattamento della specie all'ambiente etc. — Mem. Acc. Sc. Ist. Bologna, (4) II, 1881.

X. Faust, E. C., Pathological changes in the gastropod liver produced by fluke infection. — Johns Hopkins Hosp. Bull., XXXI, 1920.

XI. ——, Notes on South African larval Tremadotes. — J. Parasit., VIII, 1921.

XII. Filippi, Ph. de, 2. Mémoire pour servire à l'histoire génétique des Trématodes. — Mem. Acc. Sc. Torino, (2) XVI, 1855.

XIII. ——, 3. Mémoire p. s. hist. gén. Trématodes. — Mem. Acc. Sc. Torino, (2) XVIII, 1859.

XIV. Fuhrmann, O., Notes helminthologiques suisses. — Rev. Suisse Zool., XXIV, 1916.

XV. Hurst, C. T., *Cercaria gunnisoni*, a new *Xiphidiocercaria* from Colorado. — Bull. Western State Coll. of Colo., XII, 1923.

XVI. Hurst, C. T., Structural and functional changes produced in the Gastropod Mollusk, *Physa occidentalis*, in the case of parasitism by larvae of *Echinostoma revolutum*. — Univ. Calif. Publ. Zool, XXIX, 1927.

XVII. Jones, Journ. Trop. Med. Hyg. London, XXVI, 1923.

XVIII. Jonson, J. C., The life cycle of *Echinostoma revolutum*. — Univ. Calif. Publ. Zool., XIX, 1920.

XIX. Khalié, M., The morphology of the *Cercaria* of *Schistosumum mansoni* from *Planorbis boissyi* in Egypt. — Proc. R. Soc. Med. London, XV, 1922.

XX. Kjerschow-Agersborg, H. P., Studies on the effect of parasitism upon the tissues. 1. — Quart. J. Micr. Sc., LXVIII, 1924.

XXI. **Leiper, R. T.,** Observations on the mode of spread and prevention of vesical and intestinal Bilharziosis in Egypt. — Proc. R. Soc. Med. London, IX, 1916.

XXII. **Leuckart, C.,** Die tierischen Parasiten. 2. Aufl. Leipzig 1886.

XXIII. **Linstow, O. v.,** Helminthologica. — Arch. Naturgesch., XLIII, 1877.

XXIV. ——, Compendium der Helminthologie. — Hannover 1878.

XXV. ——, Helminthologische Studien. — Jena. Zeitschr. Naturwiss., XXVIII, 1893.

XXVI. ——, Parasitische Nematoden in: Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 15, 1909.

XXVII. **Lühe, M.,** Parasitische Plattwürmer in Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 17/18, 1909/10.

XXVIII. **Lutz, A.,** *Schistosomum mansoni* and Schistosomatosis observed in Brazil. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz, XI, 1919.

XXIX. ——, Sobre a occorencia da *Fasciola hepatica* no estado do Rio de Janeiro. — Bol. Inst. Oswaldo Cruz, I, 1921.

XXX. ——, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte brasilianischer Trematoden. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz, XVII, 1924.

XXXI. **Mataré, F.,** Über eine neue Tetracotyle im Hirn von *Phoxinus laevis*. — Zeitschr. Wiss. Zool., XCIV, 1910.

XXXII. **Mathias, P.,** Recherches expérimentales sur le cycle évolutif de quelques Trématodes. — Bull. Biol. France Belg., LIX, 1925.

XXXIII. **Miller, H. M. jr.,** Notes on some furcocercous larval Trematodes. — J. Parasit., X, 1923.

XXXIV. ——, Studies on furcocercous Cercariae. — Trans. Amer. Micr. Soc., XLIII, 1924.

XXXV. **Nakagawa, K.,** The Development of *Fasciolopsis buski*. — Journ. Parasit., VIII, 1921.

XXXVI. **Parona, C.,** L'Elminthologia italiana. — Genova 1894.

XXXVII. **Ruszkowski, J.,** Die postembryonale Entwicklung von *Hemistomum alatum*. — Bull. Acad. Polon. Sci. Lett. Cl. Math. Nat. Wiss., B, 1922.

XXXVIII. **Scheuring, L.,** Der Lebenszyklus von *Sanguinicola inermis* Plehn. — Zool. Jahrb. Anat., XLIV, 1923.

XXXIX. **Ssinitzin, D. T.,** The parthenogenetic generation of Trematodes and their progeny in Mollusks of the Black Sea. — Mém. Acad. Sci. Petrograd, (8) XL, 1911.

XL. **Szidat, L.,** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden. — Zool. Anz., LVIII, 1924.

XLI. **Thomas, A. P.,** The life-history of the Liver-fluke. — Quart. J. Micr. Sc., XXIII, 1883.

XLII. **Viana, L.,** Tentativa de catalogação das especias brazilairas de Trematodes. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz, XVII, 1924.

XLIII. **Wunder, W.,** Wie erkennt und findet *Cercaria intermedia* n. spec. ihren Wirt? — Zool. Anz., LVII, 1923.

Wirt	Parasit
Acroloxus lacustris	*Cercariacum ancyli lacustris* Diesing (XXVII)
Aplexa hypnorum	*Cercaria prima* Ssinitzin (XXVII)
Bulinus (= *Isidora*) *contortus* „ „ *dybowski* „ „ *innesi*	„ *agilis* Leiper (XXI) „ *bilharzia haematobii* Leiper (XXI) „ *fissicauda* Leiper (XXI) „ *pigmentata* Leiper (XXI)
Isidora schakoi	*Cercaria catenata* (XI) „ *cephalodena* Faust (XI) „ *ingracilis* Faust (XI) „ *pigmentosa* (XI) Amphistomen-Cercarie (IV)
Isidora forskali „ *natalensis* „ *tropica*	Amphistomen-Cercarie (V)
Lymnaea (*Radix*) *auricularia* .	*Tetracotyle typica* Diesing (XXVII) „ *hirudinum* Schomburgk (XXXI) *Cercariaeum limnaei auricularis* Filippi (XXVII) *Cercaria aculeata* Ercolani (XXVII) „ *cristata* La Valette (IX) „ *echinata* Siebold (XXVII) „ *letifera* Fuhrmann (XIV) „ *monostomi* Mathias (XXXII) *Phacelura inquilina* Diesing (XXIV)
Radix auricularia var. *lagotis*	*Cercaria sanguinicola inermis* Scheuring (XXXVIII)
Radix auricularia var. *ampla*	*Cercariaeum squamosum* Cort (VII)
Lymnaea catascopium . . .	*Cercaria* (*Histrionella*) *bilineata* Haldeman (XXIV)
Lymnaea humilis	*Cercaria fasciolae hepaticae* (III)
Lymnaea limosa	*Tetracotyle tarda* (XXXII) *Cercaria hypodereae conoideae* Mathias (XXXII) „ *limnaeae ovatae* Linstow (I)
Lymnaea megasoma	*Cercaria chrysanterica* Miller (XXXIII)
Lymnaea natalensis	*Cercaria fasciolae giganticae* (XXXII) „ *humilis* (XI) „ *pigmentosa* (IV) „ *schistosomi haematobii* (VI) „ „ *mansoni* (VI)
Lymnaea oahuensis	*Cercaria fasciolae hepaticae* (XXVIII)
Lymnaea obscura	*Cercariaeum limnaei obscuri* Ercolani (IX) *Cercaria arcuata* Parona (XXXVI) „ *armata* Steenstrup (IX) „ *echinata* Siebold (IX) „ *gibba* Filippi (IX) „ *microstyla* Ercolani (IX)
Lymnaea (*Radix*) *ovata* . . .	*Tetracotyle typica* Diesing (XXV) *Cercaria echinata* (XXIV) „ *haplometrae cylindraceae* (Linstow) Mathias (XXXII)

Wirt	Parasit
Lymnaea (*Radix*) *ovata* . . .	*Cercaria limnaeae ovatae* Linstow (XXVII)
	„ *monostomi* Linstow (XXVII)
	„ *ornata* La Valette (XXIV)
	„ *pugio* Linstow (XXVII)
	„ spec. (C) Szidat (XL)
Lymnaea (*Stagnicola*) *palustris*	*Tetracotyle typica* Diesing (XL)
	„ *tarda* Mathias (XXXII)
	Cercariaeum lymnaei palustris Duj. (XXIV)
	Cercaria armata Siebold (XII)
	„ *coronata* Filippi (XXVII)
	„ *fissicauda* La Valette (XXVII)
	„ *micracantha* Diesing (XXVII)
	„ *schistosomatii pathlocoptici* (Tanabe) Mathias (XXXII)
	„ *tenuispina* Lühe (= *C. gibba* Ssin. nec Fil. (XXVII)
	„ spec. (A) Szidat (XL)
	? *Cercaria cristata* La Valette (XIII)
Lymnaea palustris var. *corvus*	*Cercaria mirabilis* Braun (XXVII)
Lymnaea (*Radix*) *peregra* . .	*Cercariaeum lymnaei peregri* Filippi (XXIV)
	Cercaria gibba Filippi (nec. Ssin.) (XXVII)
	„ *limnaeae ovatae* (I)
	„ *monostomi* Linstow (XXVII)
	„ *neglecta* Filippi (XXVII)
	Cysticercus limnaei Villot (XXVII)
Lymnaea reflexa	*Cercaria douthitti* Cort (VII)
Lymnaea stagnalis	*Tetracotyle typica* Diesing [= *Distomum tarda* Steenstrup = *T. limnaei* Pagenstecher] (XXVII)
	„ *hirudinum* Schomburgk (XXXI)
	„ *tarda* Mathias (XXXII)
	Cercariaeum limnaei obscuri Ercolani (XXVII)
	Cercaria agilis Filippi (XXVII)
	„ *arcuata* Parona (XXXVI)
	„ *armata* Siebold (XXVII)
	„ *brunnea* Linstow (XXV)
	„ *coronata* Filippi (XXVII)
	„ *cristata* La Valette (XXVII)
	„ *cucumeriformis* (XI)
	„ *distomi clavigeri* (XXVII)
	„ „ *homalostomi* Linstow (XXV)
	„ „ *retusi* van Beneden (XXIV)
	„ *echinata* Siebold (XXVII)
	„ *fallax* Pagenstecher (XXVII)
	„ *fissicauda* La Valette (XXVII)
	„ *fulvopunctata* Parona (XXXVI)
	„ *furcata* Nitzsch (XXVII)
	„ *gibba* Filippi (IX)

Wirt	Parasit
Lymnaea stagnalis	*Cercaria gunnisoni* Hurst (XV)
	„ *hypodereae conoideae* Mathias (XXXII)
	„ *intermedia* Wunder (XLIII)
	„ *lemna* Ehrenberg (XXIV)
	„ *ocellata* La Valette (XXVII)
	„ *odontocotyla* Diesing (XXIV)
	„ *ornata* La Valette (XXIV)
	„ *sanguinicolae* spec. Ejsmont (VIII)
	„ *secunda* Ssinitzin (XXVII)
	„ *strigeae tardae* Mathias (XXXII)
	„ *tenuispina* Lühe (*C. gibba* Ssin. nec Fil.) (XXVII)
	„ *triloba* Filippi (XXVII)
	„ spec. (C) Szidat (XL)
	Phacelura inquilina Diesing (XXVI)
	„ *lymnaei* Baer (XXIV)
Lymnaea stagnalis var. *appressa*	*Cercaria douthitti* Cort (XXXIV)
	„ *elvae* (XXXIII)
Lymnaea (*Galba*) *truncatula* .	*Cercaria fasciolae hepaticae* (XXVII)
	„ *frondosa* (IV)
	„ *gladii* (IV)
	„ *limnaeae truncatulae* Linstow (XXVII)
Lymnaea vulgaris	*Gordius aquaticus*, Embryo in caps. (XXIII)
Physa alexandrina	*Cercaria pigmentata* Sons. (XXVII)
Physa fontinalis	*Cercariaeum physae fontinalis* Baer (XXIV)
	Phacelura inquilina Diesing (XXIV)
	Strongylus trigonocephalus (larva) Dujardin (XXIV)
Physa fontinalis acuta . . .	*Cercaria fasciolae hepaticae* (III)
Physa gyrina	*Cercaria multicellulata* (XXXIII)
Physa heterostropha	*Cercaria distomi atriventris**)
Physa micropleura	*Cercaria pigmentata* Sons. (XXVII)
Physa occidentalis	*Cercaria echinostomi revoluti* (XVIII, XVI)
Physa rivalis	*Cercaria echinostomi exilis* (XXX)
	„ „ *nephrocystis* (XXX)
	„ „ *revoluti* (= *mendacis*) (XXX)
Physopsis africana	*Cercaria humilis* Faust (XI)
	„ *octadena* Faust (XI)
	„ *schistosomi bovis* (V)
	„ „ *haematobii* (XXVIII, IV, XXXII)
	„ *secobii* Cawston (IV)
Physopsis globola	*Cercaria schistosomi haematobii* (II)
Planorbis antiguensis . . .	*Cercaria schistosomi haematobii* (XVII)
Planorbis boissyi	*Cercaria bilharzia* (*haematobii*) Leiper (XXI)
	„ *bilharziella* (*polonicae*) Leiper (XXI)
	„ *schistosomi mansoni* (XIX)
Planorbis carinatus	*Cercariaeum planorbis carinati* Filippi (XXVII)
	Cercaria cystophora Wagener (XXVII)
	„ *lemna* (XXIV)

*) Siehe Bronn IV, Vermes I, p. 865.

Wirt	Parasit
Planorbis carinatus	*Cercaria planorbis carinati* Diesing (XXVII)
	„ *triloba* (XXXVI)
Planorbis centimetralis . . .	*Cercaria schistosomi mansoni* (XXX)
	Echinocercaria granulifera (XXX)
Planorbis coenosus	*Cercaria fasciolopsis buski* Nakagawa (XXXV)
Planorbis contortus	*Cercaria cystophora* Wagener (XXVII)
	„ *diplocotylea* Diesing (XXVII)
*Planorbis corneus**)	*Tetracotyle hirudinum* Schomburgk (XXXI)
	„ *tarda* Mathias (XXXII)
	„ *typica* Diesing (XXVII)
	Cercaria distomi clavigeri (XXIII)
	„ „ *planorbis cornei* Linstow (XXVII)
	„ *echinata* Siebold (XXVII)
	„ *ephemera* Nitzsch (XXVII)
	„ *flava* La Valette (XXIV)
	„ *gracilis* La Valette (XXVII)
	„ *hypodereae conoideae* Mathias (XXXII)
	„ *lemna* Ehrenberg (XXIV)
	„ *microcotyla* Ercolani (IX)
	„ *ocellata* La Valette (XXVII)
	„ *ornata* La Valette (XXVII)
	„ *pseudornata* Lühe (= *ornata* Pagst. nec La Valette) (XXVII)
	„ *spinifera* La Valette (XXVII)
	„ *triloba* Filippi (XXIV)
	„ *tripunctata* Parona (XXXVI)
	„ spec. (B) Szidat (XL)
	Cercariaeum planorbis cornei Henle; Wagener (XXIV)
	Phacelura inquilina Diesing (XXIV)
Planorbis guadalupensis . .	*Tetracotyle iturbëi* Faust (XLII)
	Cercaria schistosomi mansoni (XXVII)
Planorbis immunis	*Echinocercaria granulifera* (XXX)
Planorbis mareoticus	*Cercaria bilharzia* (*haematobii*) Leiper (XXI)
	„ *bilharziella* (*polonicae*) Leiper (XXI)
	„ *fissicauda* Leiper (XXI)
Planorbis marginatus . . .	*Cercaria cystophora* (XXVII)
	„ *diplocotylea* Diesing (XXVII)
Planorbis nigricans	*Cercaria echinostomi parcespinosi* (XXX)
	Echinocercaria granulifera (XXX)
Planorbis nitidus	*Cercaria cystophora* Wagener (XXVII)
	„ *diplocotylea* Diesing (XXVII)
	„ *polymorpha* Filippi (= *brachyura*) (XXVII)
	Redia gracilis Filippi (XXVII)
Planorbis olivaceus	*Cercaria blanchardi* Viana (XLII)
	„ *echinostomi parcespinosi* (XXX)
	„ *schistosomi mansoni* (XXX)
	Echinocercaria granulifera (XXX)

*) Im Blut von *Planorbis corneus* findet sich sehr häufig ein *Spirillum*.

Wirt	Parasit
Planorbis olivaceus	*Echinocercaria macroscolex* (XXX)
Planorbis pfefferi	*Cercaria caudadena* Faust (XI)
	„ *macrura* Faust (XI)
	„ *vertebraeformis* Faust (XI)
Planorbis planorbis	? *Cercaria diplocotylea* Diesing (XXVII)
Planorbis planorbis var. *submarginatus*	*Cercaria fissicauda* La Valette (XXVII)
	„ *polymorpha* Filippi (= *C. brachyura* Diesing) (XXVII)
	? „ *cristata* La Valette (XIII)
Planorbis rotundatus	*Cercaria cystophora* Wagener (XXVII)
	„ *diplocotylea* Diesing (XXVII)
	„ *notocotyli attenuati* (Joyeux) Mathias (XXXII)
Planorbis spirorbis	*Cercaria diplocotylea* Diesing (XXVII)
Planorbis trivolvis	*Cercaria buski* (XXXIII)
	„ *echinocauda* O'Roke (XXXIV)
	„ *hamata* Miller (XXXIII)
	„ *lissorchis fairporti* (XXXII)
	„ *tenuis* (XXXIII)
	„ *trivolvis* Cort (VII)
	„ *wardi* (XXXIII)
Planorbis vortex	*Cercaria cystophora* Wagener (XXVII)
	„ *diplocotylea* Diesing (XXVII)
	„ *hemistomi alati* Ruszkowski (XXXVII)
	„ *polymorpha* Filippi (XXVII)
	„ *prima* Mathias (XXXII)
	„ *stylosa* Linstow (XXVII)
Planorbis vortex var. *appressa*	*Cercaria prima* Ssinitzin (XXVII)
Pyrophysa spec.	*Cercaria pigmentata* Leiper (XXI)
Segmentina largillierti . . .	*Cercaria fasciolopsis buski* Nakagawa (XXXV)
Spirulina mellea	*Echinocercaria pachyderma* (XXX).

Nach Thomas (XLI) werden die Miracidien von den Schnecken durch eine besondere Substanz unbekannter Natur angelockt; doch sind wohl hier die Feststellungen Wunder's (XLIII) richtiger, nach denen ein mehr zufälliges Finden anzunehmen ist. Aus obiger Zusammenstellung geht nun hervor, daß eine ganze Anzahl Cercarien nicht auf eine bestimmte Art spezialisiert ist. Andere wieder sind nur aus einer einzigen Spezies bekannt, wobei allerdings noch nicht sicher ist, ob sie nur dort vorkommen. Trotzdem scheint sich doch zum Teil strenge Spezialisierung zu finden.

So beobachtete Ejsmont (VIII) die *Cercaria sanguinicola* spec. nur in *Lymnaea stagnalis*, nicht aber in *L. ovata*, *L. auricularia*, *L. palustris*, *Planorbis corneus*, *P. planorbis*, die alle zugleich am selben Ort lebten.

In den Wirt gelangen die Parasiten wohl stets durch die Lunge (Thomas, XLI; Leuckart, XXII; Faust, X; Kjerschow-Agersborg, XX; Hurst, XVI). Zwar dringen sie nach Thomas unter anderen auch am Fuß ein, kommen aber dann nicht mehr zur Weiterentwicklung.

Der Prozentsatz der Infektion wird sehr verschieden angegeben:

Parasit	Wirt	Es waren infiziert			Autor
		von Stück	Anzahl	%	
Tetracotyle tarda . . .	*Lymnaea stagnalis*	—	—	bis 95	Mathias (XXXII)
	„ *limosa*	—	—	viel weniger	
	„ *palustris*	—	—		
	Planorbis corneus	—	—	als 95	
Cercaria hypodereae conoidea	*Lymnaea limosa*	—	—	55	
	„ *stagnalis*	—	—	68	
	Planorbis corneus	—	—	wenig	
Cercaria sanguinicola spec	*Lymnaea stagnalis*	313	8	2,56	Ejsmont (VIII)
Cercaria echinostomi revoluti	*Physa occidentalis*	400	—	86,75	Johnson (XVIII)
	„ „	550	—	83,63	Hurst (XVI)
Cercaria gunnisoni . .	*Lymnaea stagnalis*	306	—	16	Hurst (XV)

Ssinitzin (XXXIX) gibt für verschiedene Arten eine Infektion von 0,4—11% an.

Die Parasiten gelangen aus der Lungenhöhle wohl meist direkt in die Blutbahnen und durch diese zunächst in das Bindegewebe des Fußes, später in das Bindegewebe der Mitteldarmdrüse. Über die Veränderungen, die der Parasit im Schneckenkörper hervorruft, machen Faust (XII), Kjerschow-Agersborg (XX) und vor allen Hurst (XVI) genauere Angaben. Die Muskulatur des Fußes wird zum Teil reduziert und der Glykogengehalt vermindert. Die Hauptveränderungen in der Mitteldarmdrüse sind: Fettzunahme; Glykogenabnahme; Vermehrung der Exkretionsprodukte, die in den Leberzellen auflösend wirken; Nekrose der pathologischen Zellen; Verringerung des Drüsenlumens durch den Druck der Parasiten. Die Niere ist dicht mit Konkretionen beladen, und es finden sich nekrotische Stellen; eine leichte Veränderung der Nierenzellkerne beruht wahrscheinlich auf toxischer Sekretion oder Exkretion der Parasiten. Die Zwitterdrüse ist reduziert oder kann ganz zerstört werden. Die CO_2-Ausscheidung der befallenen Schnecke ist größer und beträgt etwa 13,34 gegenüber 12,36 beim gesunden Tier. Ebenso steigt der O_2-Verbrauch um etwa 7%, und der respiratorische Quotient liegt um 2,4% höher.

Die Fettmenge erhält im befallenen Tier einen Zuwachs von 18,2%, während die Kohlehydratmenge um fast 75% verringert wird. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß bei starker Infektion die Störungen im Organismus des Wirtes so groß sind, daß sie den Tod herbeiführen.

Stylommatophoren.

Ein ganz anderes Bild bietet uns eine Zusammenstellung der Parasiten, die wir bei Stylommatophoren vorfinden. Die Trematoden treten hier naturgemäß mehr zurück. Dafür begegnen wir Cestoden, Nematoden und Protozoen.*) Wieder mag zunächst die wichtigste Literatur angegeben werden:

I. **Biehringer, J.**, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. — Arb. Zool. Inst. Würzburg, VII, 1885.

II. **Braun, M.**, Verzeichnis der Eingeweidewürmer aus Mecklenburg. — Arch. Ver. Freude Nat. Gesch. Mecklenburg, XLV, 1891.

III. **Doflein, F.**, Lehrbuch der Protozoenkunde. — Jena 1909.

IV. **Ercolani, G. B.**, Dell'adattamento della specie all'ambiente etc. — Mem. Acc. Sc. Ist. Bologna, (4) II, 1881.

V. **Hofmann, K.**, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung von *Distomum leptostomum* Olsson. — Zool. Jahrb. Syst., XII, 1899.

VI. **Leuckart, R.**, Die tierischen Parasiten 2. Aufl. 1886.

VII. **Linstow, O. v.**, Helminthologische Untersuchungen. — Zool. Jahrb. Syst., III, 1888.

VIII. **Linstow, O. v.**, Compendium der Helminthologie. — Hannover 1878.

IX. **Linstow, O. v.**, Parasitische Nematoden in Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 15, 1909.

X. **Parona, C.**, L'Elminthologia italiana. — Genova 1894.

XI. **Piana, G. B.**, di una nuova specie di Taenia del Gallo domestico e di un nuovo cisticerco etc. — Mem. Acc. Sc. Ist. Bologna (4) II, 1881.

XII. **Schneider, A.**, Note sur la psorospermie oviforme du Poulpe. — Arch. Zool. Exp., IV (Note XL) 1875.

XIII. **Schneider, A.**, Sur les psorospermies oviformes ou Coccidies. — Arch. Zool. Exp., IX, 1881.

XIV. **Viana, L.**, Tentativa de catalogação das especias brazilairas de Trematodes. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz, XVII, 1924.

XV. **Zunker, M.**, *Cestoda*, in: Biologie der Tiere Deutschlands, Lfg. 21, Teil 6, 1926.

*) In der folgenden Tabelle mag die Zugehörigkeit zu diesen Gruppen bezeichnet werden durch: P = Protozoon; T = Trematode; C = Cestode; N = Nematode.

Wirt	Parasit
Agriolimax agrestis	P. *Trichomonas limacis* Dujardin (III)
	T. *Cercariaeum limacis* Dujardin (VIII)
	C. *Davainea proglottina* Davaine (XV)
	N. *Leptodera angiostoma* Dujardin (= *Angiostoma* limacis Duj.) (VIII)
	N. *Mermis nigrescens* Dujardin (VIII)
Arianta arbustorum	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
	T. *Cercariaeum helicis* Braun (II)
	„ *spinosulum* Hofmann (V)
	„ spec. Leuckart (VI)
Arion empiricorum	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)
	T. *Cercariaeum limacis* Dujardin (VIII)
	C. *Anomotaenia arionis* Siebold (VIII, XV)
	C. *Hymenolepis multiformis* Creplin (XV)
	N. *Leptodera angiostoma* Dujardin (VIII)
	„ *appendiculata* Schneider (VIII)
	Nematodum limacis atri Siebold (VIII)
Arion spec.	T. *Cercariaeum helicis* Braun (II)
	„ *spinosulum* Hofmann (V)
Cepaea hortensis	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
	P. *Pfeifferella* spec. Clarke*)
	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)
	T. *Cercariaeum helicis* Braun (II)
	T. „ *spinosulum* Hofmann (V)
Cepaea nemoralis	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)
	T. *Cercariaeum helicis* Braun (II)
	T. „ *spinosulum* Hofmann (V)
	T. *Cercaria longicauda* Piana (XI)
Helix albolabris	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)
	T. *Cercariaeum vagans* Leidy (VIII)
Helix alternata	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)
Helix aspersa	T. *Cercariaeum helicis aspersae* Dujardin (VIII)
	T. *Cercaria renalis* Filippi (VIII)
Helix carthusianella	T. *Cercariaeum* spec. (IV)
	T. *Cercaria brevicauda* Piana (XI)
	T. „ *helicis carthusianellae* Parona (X)
	T. „ *longicauda* Piana (XI)
	C. *Raillietina bothrioplites* Piana (XI)
Helix cylindrica	T. *Cercariaeum vagans* Leidy (VIII)
	N. *Isacis cylindrica* (= *Ascaris cylindrica*) Leidy (VIII)
Helix (*Eulota*) *fruticum* . . .	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
Helix (*Fruticicola*) *hispida* . .	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
	N. *Mermis albicans* Siebold (VIII)
Helix maculosa	T. *Cercaria helicis maculosae* Parona (XI)
	T. *Cercariaeum* spec. (IV)
	C. *Raillietina bothrioplites* Piana (XI, XV)
Helix pomatia	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)

*) Vielleicht ein Entwicklungsstadium von *Klossia*.

Wirt	Parasit
Helix pomatia	T. *Cercariaeum helicis* Braun (II)
	T. „ *helicis pomatiae* Meckel (VIII)
	T. „ *spinosulum* Hofmann (V)
Helix (*Euomphalia*) *strigella* .	T. *Cercariaeum helicis* Braun (II)
	T. „ *spinosulum* Hofmann (V)
Helix tridentata	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)
Helix umbrosa	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
Homalonyx spec.	T. *Leucochloridium flavum* Viana (XIV)
Limax variegatus (= *flavus*) .	C. *Davainea proglottina* Davaine (XV)
Limax maximus-cinereus . .	P. *Isospora rara* Schneider (XIII)
	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (III)
	T. *Cercaria trigonocerca* Diesing (VIII)
	T. *Cercariaeum limacis* Dujardin (VIII)
	C. *Davainea proglottina* Davaine (XV)
	N. *Angiostomum* (?) *ascaroides* Diesing (VIII)
	N. *Leptodera flexilis* Dujardin (VIII)
Oncidiella carpenteri	T. *Cercaria acerca* Biehringer (I)
Oncidium (an *Oncis*) spec. ex Singapore	T. *Cercaria* spec. Biehringer (I)
Oxychilus cellaria, *lenticula*, *pura*, *alliaria*	N. *Mermis albicans* Siebold (VIII)
Pupa triticum	T. *Cercariaeum* spec. (IV)
Stenogyra decollata	P. *Trypanoplasma helicis* Leidy (VIII)
Succinea gigantea	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
Succinea pfeifferi	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
	P. *Pfeifferella* spec. Clarke*)
	T. *Cercaria distomi* spec. (VIII)
Succinea putris	P. *Klossia helicina* Schneider (XII)
	T. *Distomum homalostomum* Linstow (Cyste) (VII)
	T. *Leucochloridium paradoxum* Carus (VIII)
	C. *Cysticercoides succineae* Leuckart (VI)
	N. *Cephalobus bütschlii* de Man (IX)
	N. *Mermis albicans* Siebold (VIII)
Succinea spec.	T. *Cercariaeum helicis* Braun (II)
	T. „ *spinosulum* Hofmann (V)
Vitrea cristallina	N *Mermis albicans* Siebold (VIII)
Zebrina detrita	T. *Cercaria vitrina* Linstow (VII)
	T. *Cercariaeum flavescens* Pagenstecher (VIII)

Von den Parasiten der Stylommatophoren scheint *Trypanoplasma*, das sich oft in großen Mengen in der Endblase des Receptaculums findet, keinen nachweisbaren Schaden anzurichten. Über die anderen Formen ist im allgemeinen nicht viel bekannt. *Klossia* findet sich in den Nierenzellen oft in großer Zahl, und bedingt dort vielfach monströse Hypertrophien der Zellen. Die Cercariaeen kommen nach Hofmann bisweilen sehr häufig vor. So fand er bei Rostock nur 5—6 % *Arianta arbustorum* nicht infiziert und pro Tier 80—100 Parasiten. Bei *Helix aspersa* werden nach Garnault (789) durch die Cercarie vornehmlich die Genitalorgane stark

*) Vielleicht ein Entwicklungsstadium von *Klossia*.

geschädigt; sie degenerieren. *Leucochloridium* findet sich in den Tentakeln, die es anomal vergrößert.

So bleibt hier noch mancherlei unklar und unbekannt, und es bedarf erneuter, biologischer Beobachtungen und Untersuchungen.

Zu den genannten Fällen von Entoparasitismus kommen dann noch einige weitere, wo Dipterenlarven als Parasiten auftreten. Wenn ich diese Angaben in obiger Tabelle nicht mit einfügte, so hat das seinen Grund darin, daß wir hier gleichsam einen Grenzfall haben. Die Schnecken gehen nämlich, wie es scheint, stets nach einiger Zeit durch die Larven der Fliegen zugrunde. Kann man da noch von echtem Parasitismus sprechen, oder gehören dann nicht diese Fliegen zu den echten Feinden? Wir wollen hier diese Frage nicht diskutieren, sondern die Angaben als Grenzfall einfach zwischen beide Kapitel stellen.

In dem „Katalog der paläarktischen Dipteren" (von Becker, Bezzi, Kertesz und Stein) werden als Schneckenparasiten genannt: *Sarcophaga haemorrhoa, Helicobosca muscaria* und *Melanophora helicivora.* Von diesen ist *Helicobosca muscaria* sicher kein Parasit, sondern ein Saprophage, speziell ein Schneckennekrophage, wie Schmitz*) experimentell nachweisen konnte. Als weitere gesetzmäßige Schneckensaprophagen kommen nach Schmitz**) noch in Frage: *Philosepedon humeralis* und *Paraspinophora*-Arten; dazu noch zahlreiche andere Arten, die aber nicht ausgesprochene Schneckenliebhaber sind. Von den beiden anderen im Dipterenkatalog genannten Arten ist *Melanophora helicivora* als echter Parasit zweifelhaft, während die *Sarcophaga haemorrhoa* ziemlich sicher parasitisch ist. Maßgebend für diese Feststellungen ist, ob die Larven zunächst in lebenden Schnecken sich aufhalten oder ob sie von Anfang an in tote Tiere gelegt werden. Nach Schmitz können als sichere Schneckenparasiten nur folgende Arten gelten:

Onesia cognata Meigen	aus	*Goniodiscus (= Patula) rotundata*
Tachinide?	„	*Helix aspersa*
nicht bestimmte Larven	„	*Arion empiricorum*

Hierzu kommen folgende Arten als des Parasitismus verdächtig, aber nicht sicher, da aus den Angaben nicht zu entnehmen ist, ob die Schnecken lebend waren:

Sarcophaga haemorrhoa Meigen	aus	*Cepaea hortensis,*
„ *carnaria (= atropos)* L.	„	*Helix stawropolitana* und *Succinea,*
„ *setipennis* Rondani	„	einer spanischen Schnecke,
„ *noverca* Ronandi	„	*Helix* spec.,

*) Schmitz, H., Zur Lebensweise von *Helicobosca muscaria* Mg. — Zeitschr. Wiss. Insektenbiol., VI, 1910.

**) Schmitz, H., s. Anm. S. 1331.

Helicobia helicis Townsand aus *Helix* spec.,
Salticella (Lucina) fasciata Meig. „ *Helix* spec.,

und als sehr zweifelhaft:

Melanophora helicivora Goureau „ *Helix conspurcata.*

Später hat dann Mokrzecki (2135) noch aus *Buliminus bidens* Kryn. Larven von *Muscina (Cyrtoneura) stabulans* Fall. angegeben und zwar pro Schnecke eine Larve. Diese saugt sich in den Körper der Schnecke ein, wobei die Saugstelle durch einen gelben Fleck markiert ist, der sich stetig vergrößert. Das Tier wird rasch bis zur Bewegungslosigkeit entkräftet und nimmt ein runzeliges Aussehen an. Die Larven einer zweiten Fliegenart *Fannia (Homalomyia) canicularis* kommen auch gelegentlich in *Buliminus* vor, doch auch anderwärts.

c) Feinde der Pulmonaten.

Genau genommen gehören ja auch die Parasiten zu den Feinden der Schnecken. Trotzdem habe ich sie gesondert behandelt und will mich hier lediglich auf die Tierarten beschränken, denen Lungenschnecken als Nahrung im eigentlichen Sinne dienen. Es soll hier nicht meine Aufgabe sein, eine vollständige Aufstellung zu geben; das würde viel zu weit führen. Nur einige allgemeine Angaben seien gemacht. Die Zahl der Schneckenfresser ist recht beträchtlich, zumal, wenn wir auch solche Formen nennen, die nur gelegentlich zu solcher Nahrung greifen.

Würmer: hier sind die Egel zu nennen, besonders die *Clepsine*-Arten, von denen z. B. *C. bioculata* vornehmlich *Physa*-Arten, *C. sexoculata* besonders *Planorbis*- und *Lymnaea*-Arten befällt.

Insekten: Soviel ich sehe, sind es nur Käfer, wie z. B. *Procrustes coriaceus* (auch dessen Larve), *Carabus*-Arten (*C. auratus*), *Calosoma sycophantes*, *Silpha*-Arten, *Staphylinus*, *Cychrus*, *Drilus*-Larven, *Lampyrus*-Larven u. a. Oft zeigen die Käfer typische Anpassungen an diese Ernährungsweise durch lange, schlanke Gestalt, lange Mandibeln usw., Anpassungen, auf die Boettger (2067) zuletzt wieder hinwies bei *Carabus morbillosus* Fabr. und der Helicide *Otala tigri.*

Gastropoden: Unter den Pulmonaten selbst gibt es Schneckenfresser, so *Glandina*-Arten und vielleicht auch manche anderen Raublungenschnecken. Aber auch *Vitrina*, *Oxychilus*, *Limax* u. a. verzehren, wenn auch mehr nur gelegentlich, Artgenossen.

Amphibien: Frösche, Kröten und auch Salamander nehmen Nacktschnecken an; doch sind es wohl nur die Kröten, die dieser Kost häufiger nachgehen.

Reptilien: Eidechsen, Ringelnattern u. a. verzehren wohl nur in Ermangelung anderen Futters Schnecken; doch sind manche *Varanus*-Arten fast als Schneckenfresser anzusehen, zumal Arten in Kamerun, deren Gebiß direkt Anpassungen hierzu aufweist.

Vögel: Ungleich zahlreicher ist die Schar der Feinde unter den Vögeln. Raben, Krähen, Häher, Elstern, Dohlen, Hühnervögel (Fasane, Hühner), Enten, Stare, Meisen und viele andere nehmen mehr oder weniger häufig Schnecken als Futter an.

Säugetiere: Dachs, Igel, Maulwurf, Ratten u. a., aber auch Affen und Halbaffen verzehren mehr oder weniger häufig Schnecken.

In gewissem Sinne als Feind kommt dann natürlich auch der Mensch in Betracht.

3. Schnecken und Mensch.

a) Schnecken als Speise.

Daß auch Lungenschnecken als Speise verwendet werden, ist allgemein bekannt. Vornehmlich geschieht dies in den südeuropäischen Ländern, besonders Spanien, wo die „caracoles" eine beliebte Fastenspeise bilden. In Deutschland werden nur in den südwestlichen Gegenden noch Schnecken in größerer Menge gegessen, während weiter nördlich und östlich nur vereinzelt solche Verwendung zu finden ist. Als eßbar werden vornehmlich Heliciden genannt (vgl. hierzu 1970);

Helix pomatia	*Helix* (*Otala*) *lactea*
Helix aspersa	*Helix* (*Eobania*) *vermiculata*
Helix aperta	*Helix* (*Codringtonia*) *parnassia*
Helix secernenda	*Helix* (*Codringtonia*) *codringtoni*
Helix melanostoma	*Helix* (*Cepaea*) *nemoralis*
Helix lucorum	*Helix* (*Cepaea*) *hortensis*
Helix (*Archelix*) *punctata*	*Helix* (*Euparypha*) *pisana*
Helix (*Archelix*) *dupotetiana*	*Helix* (*Iberus*) *alonensis*

und vielleicht auch *Leucochroa candidissima*. *Zonites algirus* wird nur in Südfrankreich gegessen.

In außereuropäischen Ländern finden Pulmonaten nur relativ selten Verwendung als Speise. Auf den Maskarenen werden *Achatina fulica* und *A. panthera* gegessen, nicht aber auf Madagaskar. In Neukaledonien werden die großen *Placostylus*-Arten, in Südamerika *Bulimus ovatus* und *B. funcki* verzehrt, in Guatemala auch *Helix ghiesbreghti*.

Die hauptsächlichsten Speiseschnecken werden in den größeren Städten Südeuropas auf dem Markte feilgeboten und bilden, besonders zur Fastenzeit, ein wesentliches Nahrungsmittel der ärmeren Bevölkerung.

Um den Bedarf zu decken, werden gewisse Arten, vor allem *Helix pomatia*, direkt gezüchtet in den sogenannten Schneckengärten (Amrein, 2060; Geyer 2096/97; Züllig 2184). Besonders nach dem Eindeckeln werden die Tiere dann oft weithin versandt. Marquart (1957) gibt den Gesamtwert der Schneckenzucht im Donautal für das Jahr 1909 mit etwa 6 Millionen Mark an.

„Die Zubereitung ist eine verschiedene. Zumeist werden die Tiere direkt aus ihrem Gehäuse gegessen, nachdem sie in einer gewürzreichen

Brühe gedünstet worden sind. Oder aber sie werden, wie in Spanien, zuerst mit Salzwasser gekocht und dann in der Pfanne geschmort, oder endlich, sie werden in Reis gedämpft und verzehrt" (Meisenheimer, 2026).

Außer als Speise finden wir auch sonst mancherlei

b) Verwendung von Pulmonaten

durch den Menschen. Im Vergleich mit marinen Gastropoden ist allerdings die Verwendung von Lungenschnecken relativ gering.

α) Gebrauchsgegenstände: In Südamerika werden nach v. Martens*) die Schalen von *Bulimus ovatus* und *B. oblongus* zum Glätten der Deckblätter für Zigarren verwendet, während der Schleim von *Ariolimax* als Vogelleim zum Fangen der Kolibris dient. Pilsbry (2687) berichtet, daß die Schalen von *Achatina schweinfurthi* als Salzbehälter gebraucht und aus Schalenstücken großer Achatinen knopfartige Scheiben hergestellt werden. Nach dem gleichen Autor wird *Burtoa* zu weißer Kalkfarbe verarbeitet. In Paraguay wird nach v. Martens die Schale von *Bulimus oblongus* zum Kalkbrennen verwendet.

β) Schmuck: Junge, etwa 40 mm lange Schalen von *Achatina schweinfurthi* werden durchbohrt und zu Armbändern zusammengereiht (Pilsbry, 2687). Als Halsketten werden auf den Sandwichinseln die Schalen von *Melampus luteus* und auch oft Achatinellengehäuse gebraucht. In Südamerika dienen die *Orthalicus*- und *Bulimulus*-Schalen vornehmen Indianerfrauen als Brustschmuck oder auch zur Verzierung der Umschlagetücher (Cooke, 1925). Ähnlich werden die bunten Schalen von „*Clausilia karsteniana*" und „*Helix juno*" gebraucht (v. Martens). Nach Bock (1278) verzieren die Dayaks auf Borneo ihre Köcherspitzen mit linksgewundenen *Nanina brookei*.

Wohl mehr als Spielerei ist die Verwendung zahlreicher Schneckenschalen zum Bekleben von Holzfiguren, Schmuckkästchen usw. auzusehen, worüber Wilkens (1982) berichtet.

γ) Geld: Soviel ich sehe, wird nur *Achatina monetaria* in Benguella als Zahlungsmittel verwendet. Rundliche Stücke werden in der Mitte durchbohrt und zu etwa $1^1/_2$ Fuß langen Schnuren zusammengefügt, die einen Wert von $3^1/_2$ bis 14 Franken besitzen und als „quirandas de Dango" bezeichnet werden (v. Martens).

δ) Schutzmittel: Pilsbry (2687) erwähnt, daß Achatinenschalen in Afrika vielfach als Amulette getragen werden. Die schützende Kraft, die den Gehäusen innewohnen soll, veranlaßt aber auch, Felder oder Hütten mit an Schnuren befestigten Schalen zu umspannen, „um Feinde fernzuhalten".

ε) Medizin: Sehr häufig wurden früher Schnecken, besonders Nacktschnecken, als Heilmittel gebraucht. In Form von Schleim, Sirup oder

*) Martens, E. v., Die Weich- und Schaltiere. — Leipzig 1883.

Suppen wurden diese Medizinen vor allem gegen Erkrankungen der Luftwege verordnet, vielfach auch als wirksames Heilmittel gegen die Schwindsucht angesehen, aber auch gegen andere Krankheiten gebraucht. *Arion empiricorum* (= Arion der Kurfuscher) hat daher ihren Namen erhalten. Wenn auch eine solche Verwendung heutzutage fast völlig verschwunden sein dürfte, so mag doch noch in manchen Gegenden ein solches „Hausmittel" in Anwendung kommen.

c) Schaden durch Pulmonaten.

Es ist bekannt, daß eine Anzahl der Lungenschnecken auch recht beträchtlichen Schaden verursachen kann. Hauptsächlich sind es Nacktschnecken und unter ihnen besonders die Ackerschnecke *Agriolimax agrestis*, die in Gemüse und Blumengärten und unter den jungen Saaten oft große Verheerungen anrichten kann. Größere *Limax*-Arten, wie *Limax maximus*, werden in Warmhäusern und Frühbeeten oft recht schädlich, während *L. flavus* (= *variegatus*), eine in unseren Breiten als Kellerschnecke lebende Art, durch Befressen der Gemüse und Eßwaren recht störend sein kann. Unter den Gehäuseschnecken ist es besonders *Helix pomatia*, die den jungen Trieben des Rebstockes recht gefährlich werden kann; auch *Fruticicola hispida* vermag an jungen Saaten Schaden anzurichten. Natürlich finden wir auch unter den Exoten manche Arten, die in Plantagen und Pflanzungen als oft sehr gefürchtete Feinde auftreten können. So wurden Kaffee- und Tabakplantagen, auch Gemüsefelder, mitunter von Vaginuliden stark verwüstet. Nach Dall soll *Vaginula* eine Tomatenpflanzung nahezu vernichtet haben, da der Besitzer den nächtlichen Feind lange nicht entdecken konnte. Daß *Helix aspersa*, nach den Loyaltyinseln eingeschleppt, sich dort sehr rasch vermehrte und schon wenige Jahre später beträchtlichen Schaden anrichtete, hörten wir schon (S. 1287). Paravicini (2140) nennt als Schädlinge im tropischen Asien folgende Arten: *Achatina fulica*, *Eulotella similaris*, *Parmarion reticulatus*, der beträchtliche Mengen *Hevea*-Latex trank. Ganz kürzlich erhielt ich eine Vaginulide von Sumatra, auf deren Fundortsetikette verzeichnet stand: „Latex trinkend". Die Achatinen im belgischen Kongogebiet vermögen nach Pilsbry auch schädlich zu sein. Die Zahl der Beispiele ließe sich beliebig vermehren, doch mögen die genannten genügen.

Treten die Schädlinge in geringer Zahl auf und innerhalb eines kleineren, umschlossenen Geländes, so ist das einfachste Bekämpfungsmittel entweder das Ablesen der Schnecken in den Morgen- oder Abendstunden, wenn die Tiere aus ihren Schlupfwinkeln kommen, oder die Anlage künstlicher Schlupfwinkel (Bretter an dunklem, feuchtem Platz usw.) und regelmäßige Revision derselben. Auf größeren Gebieten freilich und bei Massenauftreten wird ein solches Mittel zwar mühsam und zeitraubend, kann aber für Gehäuseschnecken kaum umgangen werden. Anders für die Nacktschnecken. Hier wird wohl immer wieder ein Ausstreuen von

gebranntem Kalk in Staubform, Chilesalpeter oder irgendeines kalkhaltigen Düngemittels am besten sein. Die von dem ätzenden Stoff getroffenen Schnecken suchen sich durch starke Schleimabsonderung von diesem zu befreien und kriechen tatsächlich unversehrt, wenn auch geschwächt, aus dem Schleimmantel heraus. Wird nach einer viertel bis einer halben Stunde das Bestreuen wiederholt, so vermag das Tier noch nicht wieder genügend Schleim abzusondern und wird an der ätzenden und wasserentziehenden Wirkung der Streumittel zugrundegehen. Auch soll ein Gemisch von Eisenvitriol mit Erde und Sand (20 kg Eisenvitriol auf 1 hl Sand) gute Dienste tun; doch wird in den meisten Fällen Kalk oder Kainit vorzuziehen sein wegen der gleichzeitigen Düngewirkung (vgl. hierzu Rörig*), auch Hoffmann [2104], Rolet [2153] und Leuchs [67]).

Literatur.

Außer den auf S. 1221—1348 anmerkungsweise zitierten Arbeiten sind in der folgenden Zusammenstellung noch eine Anzahl Arbeiten genannt, die mir bisher entgangen oder nach Abschluß der jeweiligen Kapitel erschienen waren.

Lit.-Verz.-Nr. 2826. **Annandale, N.**, Zoological results of the Percy Sladen Trust Expedition to Yunnan. Land Mollusca. — Journ. Proc. Asiat. Soc. Bengal, N. S. XIX, 1924.

„ „ „ 2827. **Annandale, N. u. H. S. Rao**, Materials for a revision of the recent Indian *Limnaeidae*. — Rec. Indian Mus., XXVII, 1925.

„ „ „ 2828. **Anson, M. L. u. A. E. Mirsky**, On helicorubin and its relation to haemoglobin. — Journ. Physiol. London, LX, 1925.

„ „ „ 2829. **Atkins, W. R. G. u. M. V. Lebour**, The habitats of *Limnaea truncatula* and *L. pereger* in relation to Hydrogen Ion concentration. — Sc. Proc. R. Dublin Soc., N. S. XVII, 1924.

„ „ „ 2830. **Bachrach, E. u. H. Cardot**, Action de la temperature sur le cœur et les sinus contractiles embryonnaires des Gastéropodes pulmonés. — C. R. Soc. Biol. Paris, LXXXIX, 1923.

„ „ „ 2831. **Bachrach, E. u. H. Cardot**, Influence des refroidissements brefs et répétés sur la croissance des embryons des Mollusques. — C. R. Soc. Biol. Paris, XCI, 1924.

„ „ „ 2332. **Baker, H. B.** The Mollusca collected by the University of Michigan-Williamson Expedition in Venezuela. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, Nr. 137, 1923; Nr. 156, 1925.

„ „ „ 2833. **Baker, H. B.** Land and Freshwater Molluscs of the Dutsch Leeward Islands. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, Nr. 152, 1924.

„ „ „ 2834. **Baker, H. B.** Anatomy of *Lanx* a limped-like Lymnaeid Mollusk. Publ. Calif. Acad. Sc., (4) XIV, 1925.

„ „ „ 2835. **Baker, H. B.** Nomenclature of *Veronicellidae*. — Nautilus Philad. LXXVIII, 1925.

---

*) Rörig, G., Die Ackerschnecke. — Flugbl. 54 d. K. Biol. Anst. Land. Forstwirtschaft., 1916.

Lit.-Verz.-Nr. 2836. **Barr, B. A.** Some observations on the pedal gland of *Milax*. — Quart. Journ. Micr. Sc., LXX, 1926.

„ „ „ 2837. **Bertolini, F.** La facocitosi del pigmento nelle cellule gangliari dei molluschi. — Rend. Acc. Lincei, (5) XXXIII, 1924.

„ „ „ 2838. **Beudant,** Sur le possibilité de faire des Mollusques d'eau douce dans les eaux sallés. — Ann. Chim. Pys., 1816.

„ „ „ 2839. **Blanford, W. T. u. H. H. Godwin-Austen,** The fauna of British India, Mollusca, *Testacellidae* and *Zonitidae*. — London, 1908.

„ „ „ 2840. **Boettger, O.,** H. A. Pilsbry und die Verwandtschaftsbeziehungen im Tertiär Europas. — Nachr.bl. Deutsch. Malak. Ges., XXVI, 1894.

„ „ „ 2841. **Boettger, O.,** Noch einmal die Verwandtschaftsbeziehungen der *Helix*-Arten aus dem Tertiär Europas. — Nachr.bl. Deutsch. Malak. Ges., XLI, 1909.

„ „ „ 2842. **Boettger, C. R.,** Ein Beitrag zur Erforschung der europäischen Heliciden. — Nachr.bl. Malak. Ges., XLI, 1909.

„ „ „ 2843. **Boettger, C. R.,** Einige Worte zu: Noch einmal „die Verwandtschaftsbeziehungen der *Helix*-Arten aus dem Tertiär Europas." — Nachr.bl. Malak. Ges., XLII, 1911.

„ „ „ 2844. **Boettger, C. R.,** Systematic and geographical notes on *Clausiliidae*. — Arch. Nat.-Gesch., XCI, 1926.

„ „ „ 2845. **Boettger, C. R.,** Untersuchungen über die Entstehung eines Faunenbildes. Zur Zoogeographie der Weichtiere Schlesiens. — Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, VI, 1926.

„ „ „ 2846. **Boettger, C. R.,** Die Weichtierfauna des Gebietes von Frankfurt an der Oder. — Helios, XXIX, 1926.

„ „ „ 2847. **Boettger, C. R. u. W. Wenz,** Zur Systematik der zu den Helicidensubfamilien *Campylaeinae* und *Helicinae* gehörigen tertiären Landschnecken. — Arch. Moll. kd., LIII, 1921.

„ „ „ 2848. **Bollinger, G.,** Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung. Dissert. Basel, 1909.

„ „ „ 2849. **Cardot, H.,** Réaction du cœur isolée de l'escargot à une augmentation du taux du potassium. — C. R. Soc. Biol. Paris, LXXXVII, 1922.

„ „ „ 2850. **Cardot, H.,** Observations physiologiques sur les embryons des gastéropodes pulmonés. — Journ. Phys. Path. gén. Paris, XXII, 1924.

„ „ „ 2851. **Cate, J. ten,** Quelques observations sur la locomotion de l'escargot des vignes. — Arch. néerl. Sc. exact. Nat., (3) CVII, 1922.

„ „ „ 2852. **Cate, J. ten,** Quelques recherches sur la locomotion des limacés. — Arch. néerl. Sc. exact. nat., (3) CVIII, 1923.

„ „ „ 2853. **Chaine, J.,** De l'influence des fortes chaleurs sur l'Escargot. — Proc.-Verb. Soc. Sc. phys.-nat. Bordeaux 1918/19, 1920.

„ „ „ 2854. **Chauchard, A. u. B. Chauchard,** Influence du nombre des excitations dans l'addition latente. — C. R. Soc. Biol. Paris, XCIV, 1926.

„ „ „ 2855. **Clementi., A.** Sulla pressione osmotica dell'emolinfa e dei tessuti di *Helix* — A. durante il letargo. — Rend. Acc. nazion. Lincei, (6) II, 1925.

„ „ „ 2856. **Clessin, S.,** Über den Einfluß der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken. — Jahreshft. Ver. Vaterl. Naturkd. Württemberg, 1897.

Lit.-Verz.-Nr. 2857. **Cox, L. R.**, *Anthracopupa britannica* sp. nov., a Land Gastropod from the Red Beds of the Uppermost Coal-Measures of Northern Worcestershire. — Quart. Journ Geol. Soc., LXXXII, 1926.

„ „ „ 2858. **Crozier, W. J. u. W. H. Cole**, Symmetry of Heliotropic Orientation in Slugs. — Proc. Soc. exp. Biol. Med., XIX, 1922.

„ „ „ 2859. **Crozier, W. J. u. H. Federighi**, Phototropic circus movements of *Limax* as affected by temperature. — Journ. gen. Physiol., VII, 1924.

„ „ „ 2860. **Crozier, W. J. u. G. F. Pilz**, The locomotion of *Limax*. I. Temperature Coefficient of Pedal Activity. — Journ. gen. Physiol., VI, 1924.

„ „ „ 2861. **Dhéré, Ch. u. Chr. Baumeler**, L'ultrafiltration appliquée au sang et à la bile d'Escargot (*Helix pomatia*) en vue de l'étude de l'hémocyanine et de l'hélicorubine. — C. R. Soc. Biol. Paris XCV, 1926.

„ „ „ 2862. **Dybowski, B. u. J. Grochmalicki**, Contributions à la connaissance des Mollusques du lac Baical. — Kosmos, Journ. Soc. Pol. Nat. Kopernik, L, 1925.

„ „ „ 2863. **Ehrmann, P.**, Zur Systematik der Clausiliiden, besonders der ostasiatischen. — S. B. Naturforsch. Ges. Leipzig, XLIX—LII, 1927.

„ „ „ 2864. **Frankenberger, Z.**, Die Molluskenfauna der Böhmischen Masse in ihren Entwicklungs- und Verwandtschaftsbeziehungen. — Verhdlg. Zool. Bot. Ges. Wien, LXV, 1915.

„ „ „ 2865. **Garth, Th. R.**, The learning curve for a snail. — Science, N. S. LIX, 1924.

„ „ „ 2866. **Geigy, R.**, Anomalies de l'appareil génital chez *Helix pomatia* Rev. Suisse Zool., XXXII, 1925.

„ „ „ 2867. **Germain, L.**, Contribution à la Faune malacologique de Madagaskar. — Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 1914.

„ „ „ 2868. **Germain, L.**, Paléontologie de Madagascar IX. Mollusques quaternaires, terrestres et fluviatiles. — Ann. Paléont., X, 1921

„ „ „ 2869. **Germain, L.**, Migrations et acclimatements malacologiques dans la vallée de la Loire.— Ann. Sc. Nat. Zool., (10) V, 1922.

„ „ „ 2870. **Geyer, D.**, Die Weichtiere Deutschlands. — Naturwiss. Wegweiser, Serie A, Bd. VI, 1909.

„ „ „ 2871. **Geyer, D.**, Über die im Laufe des Quartärs in Mittel- und Süddeutschland erloschenen Mollusken. — Jahresber. Ges. Freunde Nat. Gera, LII—LVI, 1914.

„ „ „ 2872. Die Mollusken des schwäbischen Lößes in Vergangenheit und Gegenwart. — Jahreshft. Ver. Vaterl. Nat. Württemberg, LXXIII, 1917/18.

„ „ „ 2873. **Geyer, D.**, Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. 3. Aufl. — Stuttgart, 1927.

„ „ „ 2874. **Goldfuß, O.**, Beitrag zur Molluskenfauna der Mansfelder Seen und ihrer nächsten Umgebung. — Nachr.bl. Malak. Ges., XXVI, 1894.

„ „ „ 2875. **Gottschick, F. u. W. Wenz**, Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. — Nachrbl. Malak. Ges., LI 1919; Arch. Moll.kd., LII, 1920; LIII, 1921; LIV, 1922.

„ „ „ 2876. **Gude G.**, The helicoid land shells of the Fiji Islands. — Proc. Malac. Soc. London, X, 1913.

Lit.-Verz.-Nr. 2877. **Hanna G. D.**, Miocene Land Shells from Oregon. — Kansas Univ. Sc. Bull., XXI, 1920.

„ „ „ 2878. **Herwerden, M. A. van**, Der Einfluß von kleinen Quantitäten Nebennierenrinde der Rinder auf das Wachstum der Süßwasserschnecke *Limnaea*. — Arch. mikr. Anat. Entw.-Mech., XCVIII, 1923.

„ „ „ 2879. **Hesse, P.**, Beiträge zur genaueren Kenntnis der Subfamilie *Helicellinae*. — Arch. Moll.kd., LVIII, 1926.

„ „ „ 2880. **Hesse, P.**, Die Nacktschnecken der paläarktischen Region. — Abhdlg. Arch. Moll.kd., II, 1926.

„ „ „ 2881. **Hesse, P.**, Mazedonische Gastropoden, gesammelt von Herrn Prof. Dr. F. Doflein. — Zool. Jahrb. Allg. Zool., XLV (Festschrift R. Hesse). 1928.

„ „ „ 2882. **Hoffmann, H.**, On some American *Vaginulidae*. — Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, LXXIX, 1927.

„ „ „ 2883. **Hoffmann, H.**, Über Vaginuliden aus dem Reichs-Museum Stockholm. — Arkiv. Zool., XIX, 1927.

„ „ „ 2884. **Hoffmann, H.**, Zur Kenntnis der Oncidiiden, — Zool. Jahrb., Syst, LV, 1928.

„ „ „ 2885. **Jaeckel, S.**, Die Molluskenfauna der Sperenberger Salzgewässer. — Zeitschr. Wiss. Biol., Abt. A. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, III, 1925.

„ „ „ 2886. **Jekelius, E.**, Die Paläontologie der Süßwassermollusken. — Bull. Sect. scient. Acad. Roumaine, Ann. VIII, 1923.

„ „ „ 2887. **Johannsen, A. C.**, Om den fossile kvartaere Molluskfauna i Danmark og dens Relationer til Forandringer i Klimaet. Land-og Ferskvandsmolluskfauna. — Dissert. Kopenhagen, 1904.

„ „ „ 2888. **Korpova, L.**, Beobachtungen über den Apparat Golgi (Nebenkern) in den Samenzellen von *Helix pomatia*. — Zeitschr. Zellforschg. Mikr. Anat. II, 1925.

„ „ „ 2889. **Kemared, A. S. u. B. B. Woodward**, Note on the nomenclature and systematic arrangement of the *Clausiliidae*. — Proc. Malac Soc. London, XV, 1923.

„ „ „ 2890. **Künkel, K.**, Zur Biologie von *Eulota fruticum* Müller. — Zool. Jahrb. Allg. Zool., XLV (Festschrift R. Hesse), 1928.

„ „ „ 2891. **Léger, L.**, La valeur alimentaire et gastronomique de l'escargot de Bourgogne (*Helix pomatia*). — Ann. Univ. Grenoble Sc. Méd. I, 1924.

„ „ „ 2892. **Lindholm, W. A.**, Beitrag zur Systematik und Nomenklatur der Familie *Enidae*. — Arch. Moll.kd., LVII, 1925.

„ „ „ 2893. **Lindholm, W. A.**, Revised list of the *Clausiliidae*. — Proc Malac. Soc. London, XVI, 1924.

„ „ „ 2894. **Maillard, G.**, Invertébrés du Purbeckien du Jura. — Mém. Soc. Pal. Suisse, XI, 1885.

„ „ „ 2895. **Marten, E. v.**, Die Weich- und Schaltiere. — Leipzig 1883.

„ „ „ 2896. **Möllendorf, O. F. v.**, Die Landschneckenfauna der Insel Cebu. — Ber. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 1890.

„ „ „ 2897. **Momé, L.**, Observations sur les spermatocytes des Mollusques après coloration vitale (Appareil de Golgi-Vacnome). — C. R. Soc. Biol. Paris, XCVII, 1927.

„ „ „ 2898. **Moreillon, M.**, Dispersion actuelle de l'*Helix aspersa* Müller dans le Canton de Vaud (Suisse). — Bull. Soc. Vaud Sc. Nat., LV, 1925.

Lit.-Verz.-Nr. 2899. **Naville, A.**, Recherches sur la constance numérique des Chromosomes dans la lignée germinale mâle de *Helix pomatia* L. — Rev. Suisse Zool., XXX, 1923.

„ „ „ 2900. **Neimann, M.**, Geiemežu kurkulu izturiba pret izžušanu. (Experimentelles über die Widerstandsfähigkeit der Molluskenlaiches gegen Austrocknung. — Arb. vergl. anat. Inst. Lettländ. Univ. Nr. 13, 1924.

„ „ „ 2901. **Odhner, N. Hj.**, Mollusca from Juan Fernandez and Easter Island in: The natural history of Juan Fernandez and Easter Island, edit. by C. Skottsberg, Vol. III, 1925.

„ „ „ 2902. **Odhner, N. Hj.**, *Marinula juanensis* n. sp., nebst Bemerkungen über die Systematik der Ellobiiden. — Arkiv Zool., XVII, 1925

„ „ „ 2903. **Odhner, N. Hj.**, *Aillya camerunensis* n. gen. n. sp. an african bulimuloid snail. — Ark. Zool., XIX, 1927.

„ „ „ 2904. **Økland, F.**, Die Verbreitung der Landgastropoden Norwegens. — Skrift. Norsk. Vidensk. Akad. Oslo, I, 1925.

„ „ „ 2905. **Oppenheim, P.**, Über die systematische Stellung von *Dentellocaracolus* Oppenh. und die tiergeographischen Beziehungen der landbewohnenden Schnecken im europäischen Tertiär. — Centralbl. Min. Geol. Pal., 1920.

„ „ „ 2906. **Parat, M. u. J. Painlevé**, L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles d'*Helix* et des autres Pulmonés. — C. R. Soc. Biol. Paris, XCIV, 1926.

„ „ „ 2907. **Petrbock, J.**, Ein Beitrag zur Kenntnis der pleistozänen Mollusken von Niederösterreich. — Verhdlg. Geol. Reichsanstalt. Wien 1917.

„ „ „ 2908. **Pfeffer, G.**, Zur Beurteilung der tertiären Landschnecken, im besonderen der Helicaceen, nebst allgemeinen Betrachtungen über das Verhältnis der tertiären Binnenfauna zu der rezenten. — Neu. Jahrb. Min., IV, B, 1925.

„ „ „ 2909. **Piaget, J.**, Malacologie alpestre. — Rev. Suisse Zool., XXI, 1913.

„ „ „ 2910. **Piaget, J.**, Notes sur la biologie des Limnées abyssales. — Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Suppl. VI, 1914.

„ „ „ 2911. **Piaget, J.**, Introduction à la Malacologie Valaisanne. — Bull. Murithienne, XL, 1919.

„ „ „ 2912. **Piéron, H.**, Le rôle des statocystes chez les Mollusques et les données fournies par l'étude du Géotropisme des Limaces. — C. R. Soc. Biol. Paris, XCIII, 1927.

„ „ „ 2913. **Pilsbry, H. A.**, South American Land and Fresh-water Mollusks. — Proc. Acad. Nat. Sc. Philad, LXXVI, 1925.

„ „ „ 2914. **Pilsbry, H. A.**, The land mollusks of the Republic of Panama and the Canal-Zone. — Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., LXXVIII, 1926.

„ „ „ 2915. **Poliński, W.**, Anatomisch-systematische und geographische Studien über die Heliciden Polens. — Bull. intern. Acad. Polon. Sc. Lettr. Cracovie, Cl. Sc. math.-nat., B, 1924.

„ „ „ 2916. **Poynter, C. W. M. u. A. Moritz**, The effects of Ultraviolet Light on Pond Snails (*Limnaeus*). — Journ. exper. Zool., XXXVII, 1923.

„ „ „ 2917. **Prenant, M.**, Formations pseudochromosomiques dans les glandes salivaires de *Limnaea stagnalis* L. — Bull. Soc. Zool. France, XLVIII, 1923.

„ „ „ 2918. **Preston, H. B.**, Mollusca of Dutsch East Indian Beilan Beilan. — Ann. Mag. Nat. Hist., (8) XII, 1913.

Lit.-Verz.-Nr. 2919. **Preston, H. B.**, Characters of new genera and species of terrestrial Mollusca from Norfolk Island. — Ann. Mag. Nat. Hist., (8) XII, 1913.

„ „ „ 2920. **Preston, H. B.**, Diagnoses of new genera and species of *Zonitidae* from Equatorial Africa. — Proc. Zool. Soc. London, 1914.

„ „ „ 2921. **Pusanow, J.**, Die malacogeographische Gliederung der Krim und der Ursprung ihrer Molluskenfauna. — Zool. Jahrb. Syst. LIV, 1928.

„ „ „ 2922. **Rao, H. S.**, Asiatic *Succineidae* in the Indian Museum. — Rec. Ind. Mus., XXVI, 1925.

„ „ „ 2923. **Reichert, W.**, Ökologische Beobachtungen über die positive Reaktionsfähigkeit der Gehäuseschnecken gegenüber Kalkboden. — Arch. Moll.kd., LIX, 1927.

„ „ „ 2924. **Reinhardt, O.**, Mitteilungen über die Molluskenfauna des salzigen Sees bei Halle. — Nachr.bl. Malak. Ges., III, 1871.

„ „ „ 2925. **Riedel, K.**, Mit Algen besetzte Wasserschnecken. — Bl. Aquar.-Terr.kd., XX, 1909.

„ „ „ 2926. **Robinson, W. J.**, Two new freshwater Gastropods from the Mesozoic of Arizona. — Amer. Journ. Sc., (4) XL, 1915.

„ „ „ 2927. **Rörig, G.**, Die Ackerschnecke. — Flugbl. 54 d. K. Biol. Anst. Land. Forstwirtschaft, 1916.

„ „ „ 2928. **Schäffer, J. Ch.**, Erstere Versuche mit Schnecken, Regensburg 1768. Fernere Versuche mit Schnecken, nebst Beantwortung verschiedener gegen solche Versuche gemachten Einwürfe und Zweifel. Regensburg 1769. 2. Aufl. 1770.
[Die Arbeit enthält beachtenswerte Regenerationsversuche an Pulmonaten.]

„ „ „ 2929. **Schlesch, H.**, Beitrag zur Molluskenfauna von Schleswig mit besonderer Berücksichtigung der Umgebung von Flensburg. — Arch. Moll.kd., LVIII, 1926.

„ „ „ 2930. **Schmitz, H.**, Biologische Beziehungen zwischen Dipteren und Schnecken. — Biol. Centralbl., XXXVII, 1917; Zool. Mededeel. Leiden, II, 1916.

„ „ „ 2931. **Simroth, H.**, Weichtiere (Mollusca) in: Brehms Tierleben. Niedere Tiere. 4. Aufl. Leipzig 1918.

„ „ „ 2932. **Skowron, S.**, Stosunek plazmo-jądrowy podczas spermatogenezy u *Helix pomatia*. — Le rapport plasmo-nucléaire pendant la spermatogenèse chez *Helix pomatia*. — Bull. intern. Acad. Polon. Sc. Lettr. Cracovie, Cl. Sc. math.-nat., B, 1924.

„ „ „ 2933. **Soós, L. u. H. Schlesch**, Notes on some arctic Mollusca from Greenland. — Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung. XXI, 1924.

„ „ „ 2934. **Stankovitch, S.**, Sur une anomalie du système nerveux de la Limnée (*Limnaea stagnalis* L.). — C. R. Soc., Biol. Paris, XC, 1924.

„ „ „ 2935. **Steenberg, C. M.**, Études sur l'anatomie et la systématique des maillots (Fam. *Pupillidae* s. lat.). — Vidensk. Meddel. Dansk. naturhist. Foren., LXXX, 1925.

„ „ „ 2936. **Suter, H.**, Manual of the New Zealand Mollusca. — Wellington 1913.

„ „ „ 2937. **Thiele, J.**, Über einige brasilianische Landschnecken. — Abhdlg. Senckenberg. Naturforsch. Ges. Frankfurt a. M., XL, 1927.

„ „ „ 2938. **Wächtler, W.**, Die Gastropoden des sächsischen Vogtlandes. — Mittg. Vogtl. Ges. Naturforschg., II, 1925.

Lit.-Verz.-Nr. 2939. **Walton, C. L. u. W. N. Jones**, Further observations on the life history of *Limnaea truncatula*. — Parasitology, XVIII, 1926.

„ „ „ 2940. **Wenz, W.**, Zur Systematik tertiärer Land- und Süßwassergastropoden. — Nachr.bl. Malak. Ges., LI, 1919.

„ „ „ 2941. **Wenz, W.**, Zur Nomenklatur tertiärer Land- und Süßwassergastropoden. — Nachr.bl. Malak. Ges. LI, 1919.

„ „ „ 2942. **Wenz, W.**, Gastropoda extramarina tertiaria in: Fossilium Catalogus. — Berlin 1923.
(Die Arbeit enthält alle Literatur über tertiäre Pulmonaten bis etwa 1920.)

„ „ „ 2943. **Zacharias, O.**, Zur Kenntnis der Fauna des süßen und salzigen Sees bei Halle. — Zeitschr. Wiss. Zool., XLVI, 1888.

Date Due

APR 3 '56

PRINTED IN U. S. A.

593 B86 BD 03 ABT 02 BUCH 02

BRONN H G DR H G BRONNS KLASSEN UND O

INSERT BOOK
MASTER CARD
FACE UP IN
FRONT SLOT
OF S.R. PUNCH

UNIVERSITY OF ARIZ
LIBRARY

MASTER CARD

GLOBE 901144-0